

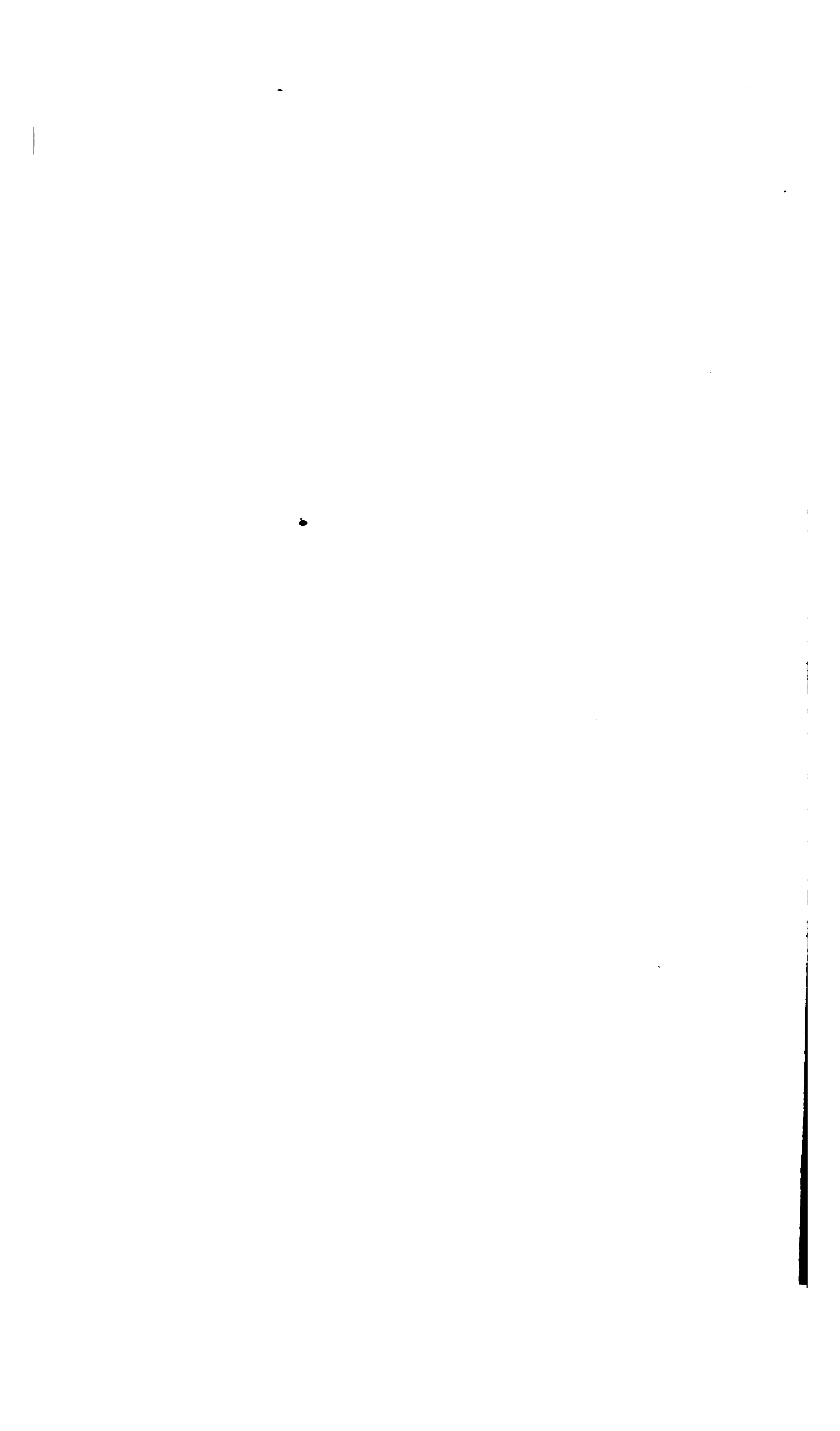












ENCYKLOPÆDIE

DER

NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. G. JÄGER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR. LADENBURG, PROF. DR. VON OPPOLZER,
PROF. DR. SCHENK, GEH. SCHULRATH DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. G. C. WITTSTEIN, PROF. DR. VON ZECH.

I. ABTHEILUNG.

I. THEIL:

HANDBUCH DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1882.

HANDBUCH

DER

BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

UNTER MITWIRKUNG

VON

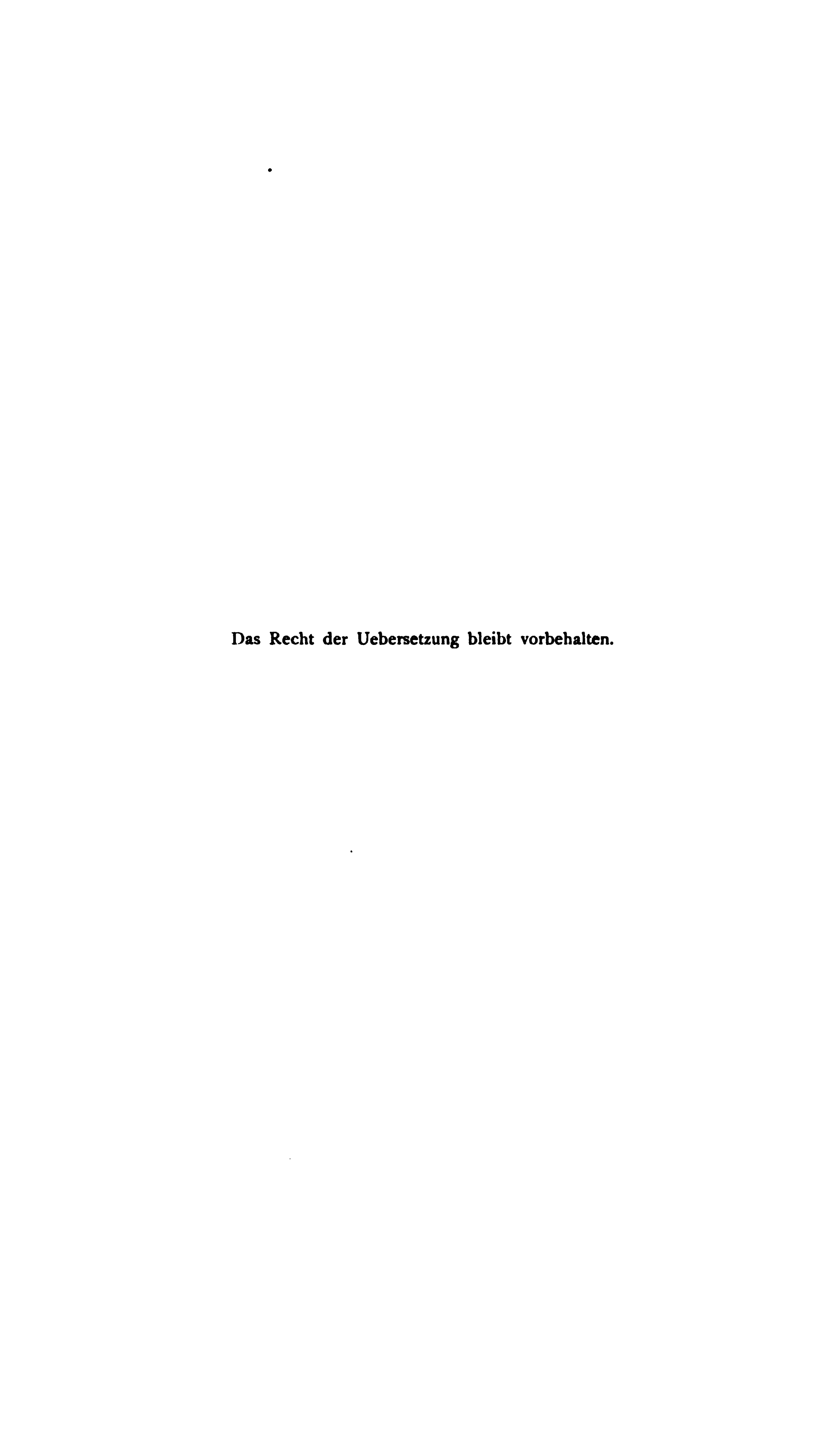
PROF. DR. FERD. COHN ZU BRESLAU, PROF. DR. DETMER ZU JENA,
PROF. DR. DRUDE ZU DRESDEN, DR. FALKENBERG ZU GÖTTINGEN,
PROF. DR. A. B. FRANK ZU BERLIN, PROF. DR. GOEBEL ZU ROSTOCK,
PROF. DR. HABERLANDT ZU GRAZ, DR. HERMANN MÜLLER ZU LIPPSTADT,
PROF. DR. PFITZER ZU HEIDELBERG, PROF. DR. SADEBECK ZU HAMBURG,
DR. W. ZOPF ZU BERLIN.

MIT 96 HOLZSCHNITTEN.

ZWEITER BAND.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1882.

1



Inhaltsverzeichniss.

Pflanzenphysiologie. I. Theil

von Prof. Dr. DETMER.

Physiologie der Ernährung.

I. Nährstoffe der Pflanzen.

II. Die Molekularkräfte der Pflanzen.

III. Stoffwechsel im vegetabilischen Organismus.

II. Die Algen im weitesten Sinne.

von Dr. FALKENBERG.

III. Die Muscineen

von Professor Dr. K. GÖBEL.

IV. Die Bacillariaceen (Diatomaceen)

von Professor E. PFITZER.

V. Pflanzenphysiologie. Abtheilung II.

von Professor Dr. DETMER.

I. Physiologie des Wachsthums.

V. Die Variationsbewegungen der Pflanzen.

Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe

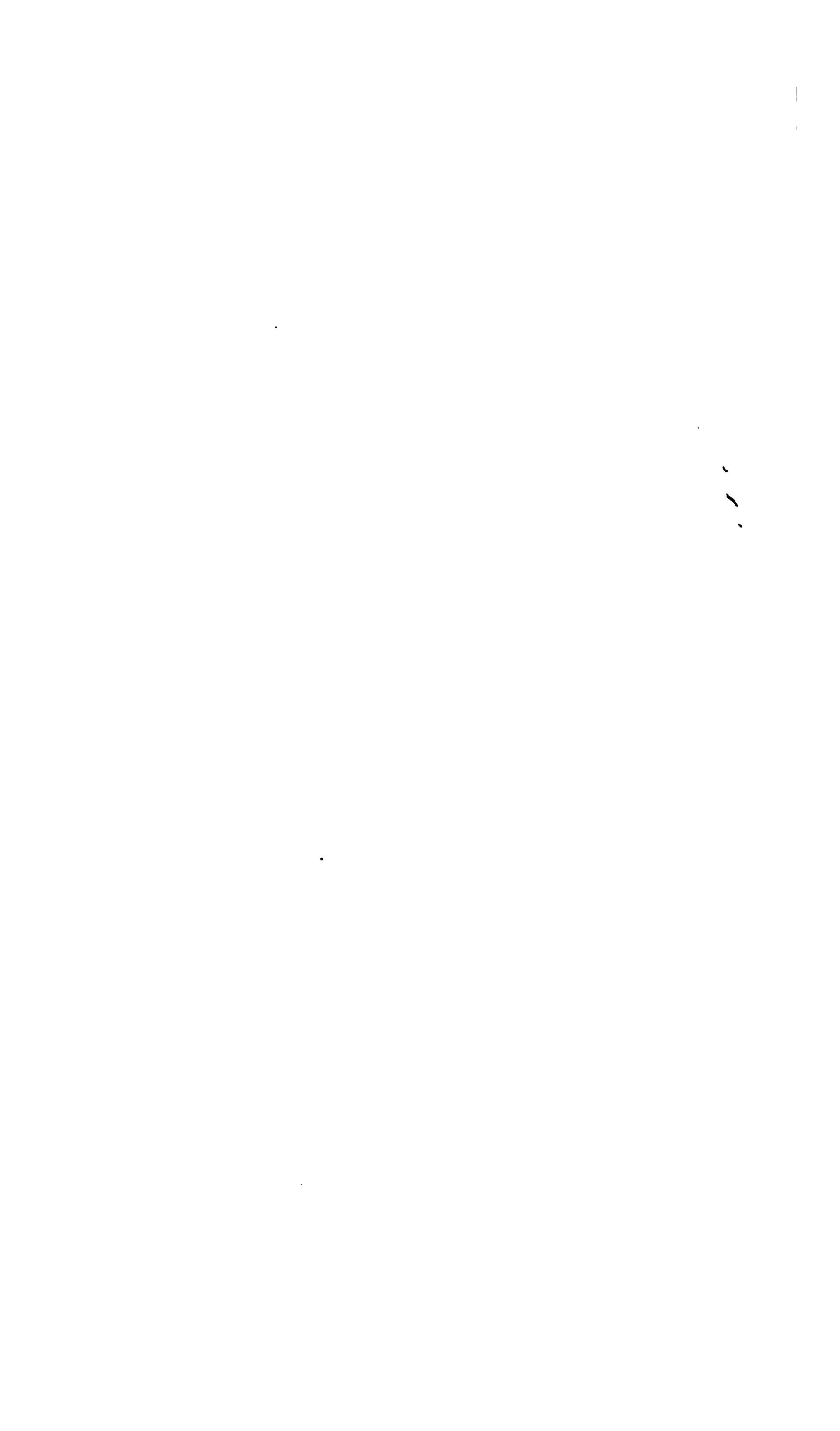
von Dr. G. Haberlandt.

I. Einleitung.

II. Das Hautsystem.

Das mechanische System.

IV. Das Ernährungssystem.



System der Pflanzenphysiologie.

Von

Dr. W. Detmer,

Professor an der Universität Jena.

Einleitung.

Die Pflanzenphysiologie hat einerseits die Aufgabe, gewisse Phänomene, welche in Folge des Lebensprozesses der Gewächse hervortreten, zu constatiren; vor allen Dingen sucht die Pflanzenphysiologie aber andererseits Aufschluss über die den normalen Lebenserscheinungen der vegetabilischen Organismen zu Grunde liegenden Ursachen zu gewähren.

In Folge des Lebensprozesses erfahren die chemischen Bestandtheile der Pflanzen, die in den vegetabilischen Organismen zur Geltung kommenden Kräfte sowie die Formen einzelner Zellen oder gesammter Pflanzenglieder gewisse Veränderungen, und die Pflanzenphysiologie hat also insbesondere die Ursachen festzustellen, welche diese Veränderungen bedingen.

Während man früher von der Vorstellung ausging, dass in den Organismen eine ganz besondere Kraft, die Lebenskraft nämlich, thätig sei, sucht man heute einer anderen Anschauung eine tiefere Begründung zu verleihen, wonach die materiellen Veränderungen in den Organismen durch dieselben Kräfte bedingt werden und nach den nämlichen Gesetzen erfolgen wie diejenigen Veränderungen, welche unbelebte Körper erfahren können.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass es bereits heute möglich ist, das Räthsel des Lebensprozesses zu enthüllen. Unsere Kenntniss von den Lebensvorgängen der Pflanzen ist vielmehr noch immer eine sehr geringe und lückenhafte, aber die physikalisch-chemische Behandlung physiologischer Probleme schafft allein das sichere Fundament, auf welchem die Wissenschaft mit Aussicht auf Erfolg weiter bauen kann.

Die Pflanzenphysiologie hat es, da die meisten Gewächse (abgesehen von den Pilzen sowie einigen höher organisirten Pflanzen) Chlorophyll in gewissen Zellen ihrer oberirdischen Organe führen, vor allen Dingen mit der Erforschung des Lebensprozesses der grünen Organismen zu thun. In den folgenden Darstellungen werden übrigens die physiologischen Vorgänge im Organismus chlorophyllfreier Pflanzen an geeigneter Stelle Berücksichtigung erfahren.

Was die Behandlung des Stoffes anbelangt, so habe ich mich bemüht, dieselbe in streng systematischer Weise durchzuführen, wie ich dies ebenfalls in meinen Vorlesungen über Experimentalphysiologie der Pflanzen thue. Ich meine, dass dies Verfahren der vorliegenden Schrift nicht zum Nachtheil gereichen wird, trotzdem der mir zur Disposition stehende beschränkte Raum,

ausschliesslich ein näheres Eingehen auf die wichtigsten Probleme der Pflanzenphysiologie zuliess.[1])

Endlich sei noch bemerkt, dass ich namentlich den Darstellungen im dritten Abschnitte die von mir bereits an anderer Stelle specieller behandelte Dissociationshypothese zu Grunde gelegt habe, wonach die lebendigen Eiweissmoleküle oder Lebenseinheiten des lebensthätigen Plasma unter allen Umständen in stickstoffhaltige sowie stickstofffreie Atomgruppen zerfallen.

Physiologie der Ernährung.

Erster Abschnitt.
Die Nährstoffe der Pflanzen.

Erstes Kapitel.
Der Assimilationsprozess.

§ 1. Begriffsbestimmung. — Den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen fällt im Haushalte der Natur die überaus bedeutungsvolle Aufgabe zu, aus anorganischem Material organische Substanz zu erzeugen. Die producirten organischen Verbindungen können vielfältigen Veränderungen unterliegen, und sie liefern in erster Linie das Material zur Bildung der Zellenbestandtheile der chlorophyllführenden Pflanzen selbst, der chlorophyllfreien Gewächse sowie der animalischen Organismen.

Dass den einen grünen Farbstoff führenden Zellen in der That jene Fähigkeit zukommt, aus rein anorganischem Material organische Substanzen[2]) zu bilden, oder dass sie, wie man kurzweg sagt, assimiliren können, lässt sich sehr leicht nachweisen. Man braucht nur die Samen grüner Pflanzen in ein Bodenmaterial, welches völlig frei von organischen Stoffen ist, etwa in ausgeglühten Sand, auszusäen, dem Boden hinreichende Wasserquantitäten, sowie genügende Mengen gewisser anorganischer Salze zuzuführen, und die sich entwickelnden Untersuchungsobjecte geeigneten Vegetationsbedingungen (hinreichend hoher Temperatur, sowie günstigen Beleuchtungsverhältnissen) auszusetzen, um zu beobachten, dass der Gehalt der Pflanzen an organischen Stoffen alsbald ein viel bedeutenderer ist, als derjenige der ruhenden Samen ursprünglich war.

Als organische Bestandtheile des vegetabilischen Organismus sind stickstofffreie, sowie stickstoffhaltige Verbindungen anzusehen. Diese letzteren lassen wir einstweilen ausser Acht, denn es wird sich im Laufe unserer Darstellungen zeigen, dass ihre Entstehung das Vorhandensein organischer Körper in den Pflanzen-

---

[1]) Die gesammte Pflanzenphysiologie gliedert sich in die Physiologie der Ernährung, die Physiologie des Wachsthums und die Physiologie der Fortpflanzung. Hier soll zunächst allein die Physiologie der Ernährung behandelt werden.

[2]) Wenn in diesem Buche von organischen Stoffen die Rede ist, so sind stets solche kohlenstoffhaltige Verbindungen darunter zu verstehen, die verbrannt werden können. Danach ist allein die Kohlensäure als anorganische kohlenstoffhaltige Verbindung aufzufassen. Für die ferneren Auseinandersetzungen ist es von principieller Bedeutung, das soeben Gesagte niemals aus dem Auge zu lassen.

zellen voraussetzt. Für uns handelt es sich zunächst darum, die Fragen nach der Entstehung stickstofffreier organischer Substanzen ins Auge zu fassen.

Da alle organischen Stoffe Kohlenstoff enthalten, solchen Pflanzen aber, die sich, in ausgeglühtem Sande wurzelnd, entwickeln, allein die Kohlensäure der Atmosphäre als kohlenstoffhaltiges Nahrungsmittel bei der thatsächlich erfolgenden Production von organischer Substanz zur Disposition steht, so ergiebt sich, dass eben die Kohlensäure für das Zustandekommen des Assimilationsprozesses von grösster Bedeutung sein muss.

Neben der Kohlensäure beansprucht das Wasser als ein Körper, der für die Production organischer Substanz in der Pflanze unentbehrlich ist, unser besonderes Interesse, und es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass gewisse Pflanzenzellen aus Kohlensäure, sowie Wasser, also aus rein anorganischen Verbindungen, stickstofffreie organische Körper zu erzeugen im Stande sind.

Wenn hiermit das Wesen des Assimilationsprozesses bezeichnet ist, so sind im Folgenden die Merkmale näher angegeben, welche für den in Rede stehenden Vorgang charakteristisch erscheinen:

1. Die Assimilation kann ausschliesslich in der chlorophyllhaltigen Pflanzenzelle erfolgen;

2. Assimilation ist nur unter dem Einflusse des Lichtes möglich;

3. Der Assimilationsprozess ist immer mit Sauerstoffabscheidung verbunden;

4. In Folge der Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanzen vermehrt;

5. In Folge des Assimilationsprozesses geht die actuelle Energie (lebendige Kraft) des Lichtes in potentielle Energie (chemische Spannkraft) der gebildeten organischen Substanz einerseits und des abgeschiedenen Sauerstoffes andererseits über.[1])

§ 2. Historisches. — Es hat sehr vieler Forschungen bedurft, um diejenigen Thatsachen, welche im vorigen Paragraphen zur Kenntniss gebracht worden sind, absolut sicher zu stellen, und der Gegenstand, mit dem wir uns zunächst zu beschäftigen haben, besitzt eine so fundamentale Bedeutung für die gesammte Pflanzenphysiologie, dass es geboten erscheint, an dieser Stelle einen kurzen Rückblick auf die Entwicklung der Anschauungen über den Assimilationsprozess zu werfen.

Als eigentlicher Begründer der Lehre von der Assimilation ist Ingenhousz anzusehen, denn durch die Arbeiten Bonnet's sowie Priestley's über das Verhalten der Pflanzen in Contact mit der Luft, ist dieselbe direkt nicht wesentlich gefördert worden. Bonnet[2]) hatte beobachtet, dass Blätter, die unter Wasser dem Sonnenlicht ausgesetzt werden, Gasblasen abscheiden. Mit dieser Beobachtung wusste Bonnet übrigens nicht viel anzufangen; er glaubte, dass das erwähnte Phänomen eine Folge der Wärmewirkung der Sonnenstrahlen wäre. Werden Blätter unter Wasser getaucht, so sind die Pflanzentheile allerdings von einer Luftschicht überzogen, und diese Luft kann in der That unter dem Einflusse der Wärmestrahlen in Form von Gasblasen entweichen. Aber der Umstand, dass viele Blätter, wenn sie insolirt werden, sehr erhebliche Gasmengen zur Abscheidung gelangen lassen, hätte bereits Bonnet zu der Ueberzeugung führen müssen, dass die von ihm geltend gemachten Anschauungen nicht zur Erklärung

1) Zu dem Assimilationsprozesse in einem gewissen Gegensatze stehen die Stoffwechselvorgänge. Vergl. darüber die Darstellungen zu Beginn des 3. Abschnittes.

2) Vergl. Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles etc. Deutsch von Arnold 1762. pag 15.

des beobachteten Phänomens ausreichten. Erst INGENHOUSZ[1]) blieb es vorbehalten, auf Grund der Resultate verschiedener Experimente den Satz auszusprechen, dass die Gasabscheidung aus Pflanzentheilen durch das Sonnenlicht als solches und nicht durch die Wärmewirkung der Sonnenstrahlen bedingt werde. Die Pflanzen sind nach INGENHOUSZ im Stande, die »verdorbene Luft, welche durch Thiere, brennende Kerzen oder selbst durch Gewächse erzeugt worden ist, »zu verbessern.« Der genannte Forscher weist aber immer wieder darauf hin, dass dies nur am Tage geschehe, und dass nur die grünen Pflanzentheile im Stande seien, dephlogistirend zu wirken. Die Luft ist, wie INGENHOUSZ besonders betont, als ein wichtiges Nahrungsmittel der Pflanzen anzusehen, und sie wird insbesondere von den oberirdischen Theilen der Gewächse eingesogen, während die Wurzeln die Bestimmung haben, Feuchtigkeit, Salze etc. aufzunehmen.

INGENHOUSZ, ursprünglich ein Anhänger der phlogistischen Theorie, säumte nicht, als er mit den grossartigen Entdeckungen, die am Ende des vorigen Jahrhunderts auf dem Gebiete der Chemie gefördert worden waren, bekannt wurde seine Anschauungen über das Verhalten der Pflanzen der Luft gegenüber, mit den neu gewonnenen Ergebnissen chemischer Forschung in Einklang zu bringen. Im Jahre 1796 veröffentlichte INGENHOUSZ eine kleine Schrift,[2]) in welcher derselbe betont, dass die grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht die Kohlensäure der Luft zu zersetzen vermögen. Der Sauerstoff wird abgeschieden, während der Kohlenstoff im vegetabilischen Organismus zurückbleibt. Die Kohlensäure der Atmosphäre wird als hauptsächlichste Kohlenstoffquelle für die Vegetation angesehen.

Noch bevor INGENHOUSZ die zuletzt erwähnte Schrift publicirt hatte, gab SENNEBIER[3]) zwei Bände physikalisch-chemischer Abhandlungen heraus, in welchen er unter Hinweis auf die Arbeiten von INGENHOUSZ die Resultate seiner eigenen Untersuchungen über die hier in Rede stehenden Verhältnisse mittheilt. Dieselben stimmen in allen wesentlichen Punkten, mit denjenigen überein, welche von INGENHOUSZ gewonnen worden waren, und SENNEBIER hat es ebenso späterhin nicht unterlassen, seine Ansichten über den Assimilationsprozess und anderweitige physiologische Prozesse, die im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommen, in sehr umständlicher Weise vom Standpunkte der neueren Chemie zu beleuchten.[4])

Im Jahre 1804 erschien nun ein berühmt gewordenes Werk THEODORE DE SAUSSURE's,[5]) in welchem der Verfasser die wichtigsten Probleme der Ernährungsphysiologie der Pflanzen mit bewunderungswürdiger Einsicht und Klarheit beleuchtet. Hatten INGENHOUSZ und SENNEBIER die Fragen, welche sich auf die Assimilation beziehen, nur ganz im Allgemeinen behandelt, so ging SAUSSURE auf das Detail ein. Jenen Männern war die quantitative Methode fast fremd geblieben;

---

[1]) INGENHOUSZ veröffentlichte seine wichtigen Untersuchungsresultate in seinem Werke: Experiments upon vegetables etc. Mir steht die von SCHERER in den Jahren 1786—88 in 2 Bänden herausgegebene Ausgabe dieses Buches zur Disposition.

[2]) Vergl. INGENHOUSZ, Die Ernährung der Pflanzen und die Fruchtbarkeit des Bodens. Deutsch v. FISCHER. Leipzig 1798.

[3]) Vergl. SENNEBIER, Physikalisch-chem. Abhandlungen über den Einfluss des Sonnenlichtes auf alle drei Reiche der Natur. 2 Bände. Leipzig 1785.

[4]) Vergl. SENNEBIER, Physiologie végétale.

[5]) Vergl. SAUSSURE, Recherches chimiques sur la végétation. 1804.

für SAUSSURE bildete sie das wichtigste Hülfsmittel zur Erforschung der Erscheinungen und ihrer Ursachen. SAUSSURE constatirte, dass Pflanzen, deren Wurzeln sich im Wasser entwickelten, deren oberirdische, grüne Organe sich aber mit der Luft in Contact befanden, eine Bereicherung an Trockensubstanz resp. Kohlenstoff erfuhren. Nach SAUSSURE ist die Kohlensäure der Atmosphäre als wichtigste Kohlenstoffquelle für die Vegetation anzusehen, und jenes Gas wird neben dem Wasser in den grünen Pflanzenzellen unter dem Einflusse des Lichtes zur Bildung organischer Substanzen verwendet. Unglücklicherweise hat der berühmte Genfer Gelehrte einige Experimente angestellt, deren Resultate ihn zu der Ansicht führten, dass ein gewisser, wenngleich geringer Theil der organischen Substanzen des Pflanzenleibes aus organischen (humosen) Körpern, welche die Pflanzen mit Hülfe ihrer Wurzeln aufgenommen haben, entstehen könnte. Es ist zu bedauern, dass gerade auf das Ergebniss dieser Experimente SAUSSURE's von verschiedenen Männern, die sich mit den Fragen nach den Ernährungsvorgängen der Pflanzen beschäftigten, ein so übergrosses Gewicht gelegt wurde. In Folge dessen geriethen die Beobachtungsresultate von INGENHOUSZ, SENNEBIER sowie von SAUSSURE über die Kohlensäurezersetzung seitens der grünen Pflanzenzellen mehr und mehr in Vergessenheit. Dafür bildete sich aber die Humustheorie aus, ein Umstand, der von den nachtheiligsten Folgen für die Weiterentwicklung unserer Wissenschaft geworden ist.

THAER[1]) stellte den Satz auf, indem er sich zumal auf die SAUSSURE'schen Beobachtungen sowie auf gewisse Erfahrungen der Praktiker berief, dass der Humus des Bodens neben dem Wasser als Hauptnahrungsmittel der Pflanzen angesehen werden müsse. Er legte der Kohlensäure der Luft keine Bedeutung als Kohlenstoffquelle für die Vegetation bei, und ganz Aehnliches geschah während der ersten Decennien unseres Jahrhunderts selbst von Seiten der Botaniker in mehr oder minder ausgeprägter Weise.[2]) Es liegt auf der Hand, dass die Pflanzenphysiologie zu einer Zeit, in der man nicht einmal über die wichtigsten Prozesse, die im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommen, gehörig unterrichtet war, keine grossen Fortschritte machen konnte. Dazu kommt noch, dass die Annahme von der Existenz der Lebenskraft in jener Zeit eine grosse Rolle in der Physiologie spielte und sich echter Forschung hindernd in den Weg stellte.

Erst im Jahre 1840, als LIEBIG die erste Auflage seines berühmten Werkes: »Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie« herausgab, wurde Klarheit in die auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie herrschende Verwirrung gebracht. Für uns ist dies hier vor allen Dingen von Bedeutung, dass LIEBIG mit aller Entschiedenheit die Ansicht vertritt, wonach nicht der Humus, sondern die Kohlensäure der Atmosphäre als wichtigste Kohlenstoffquelle für die Vegetation anzusehen ist. Der Humus ist, so hebt LIEBIG besonders hervor, doch unzweifelhaft als ein Zersetzungsprodukt vegetabilischer Massen anzusehen. Er konnte sich erst bilden, als die ersten Pflanzen sich entwickelt hatten. Woher sollen nun diese Gewächse ihren Kohlenstoff genommen haben?[3]) Ueberdies betont LIEBIG, dass die im Boden vorhandenen humosen Stoffe im Allge-

---

[1]) Vergl. THAER, Grundsätze d. rationellen Landwirthschaft. 1809.

[2]) Man vergl. z. B. TREVIRANUS (Physiologie d. Gewächse, 1835—1838) und MEYEN (Neues System der Pflanzenphysiologie. 1837—1839).

[3]) Dieser Ausführung stehen übrigens einige Bedenken gegenüber, auf die ich jedoch nicht näher eingehen will.

meinen sehr schwer in Wasser löslich sind, also den Pflanzenwurzeln überhaupt nur in beschränkter Quantität zur Disposition stehen, und dass ein üppiger Pflanzenwuchs nicht dazu beiträgt, wie man vom Standpunkte der Humustheorie aus erwarten sollte, den Humusgehalt des Bodens zu vermindern, sondern ganz im Gegentheil den Humusgehalt des Bodens steigert. LIEBIG's Werk machte sehr grosses Aufsehen in der wissenschaftlichen Welt, aber alsbald erhoben sich viele Stimmen gegen ihn. So haben HLUBECK, THÜNEN, MULDER und andere versucht, die Humustheorie mehr oder weniger aufrecht zu erhalten, und es entspann sich zwischen LIEBIG und seinen Gegnern ein lebhafter Streit über die uns hier speziell interessirenden sowie viele anderweitige Verhältnisse. Die Wahrheit ging siegreich aus diesem Streite hervor; man gelangte, namentlich unter Berücksichtigung der Ergebnisse solcher Experimente, bei deren Ausführung man den Pflanzen keine organischen Stoffe zur Aufnahme darbot, immer mehr zu der Einsicht, dass die Kohlensäure als wichtigstes kohlenstoffhaltiges Nahrungsmittel der grünen Pflanzen anzusehen sei, und davon ausgehend, sind in Laufe der neuesten Zeit viele und sehr gründliche Untersuchungen über den Assimilationsprozess ausgeführt worden, die wir später kennen lernen werden.

§ 3. Das Organ der assimilatorischen Thätigkeit. a) Allgemeines. Als Organ der assimilatorischen Thätigkeit sind die Chlorophyllkörper anzusehen. Dieselben kommen in den verschiedensten Pflanzen vor, und ihr Auftreten ist keineswegs auf ein bestimmtes Organ beschränkt. Alle Algen, mögen dieselben aus einer Zelle oder aus vielen Zellen bestehen, führen Chlorophyllkörper und können in Folge dessen assimiliren. Wenn der gesammte vegetabilische Organismus nur eine einzige Zelle repräsentirt, so müssen sich selbstverständlich die sämmtlichen Lebensthätigkeiten der Pflanze in dieser einen Zelle abwickeln. Bei den höheren Pflanzen, zumal den Phanerogamen, ist dagegen eine weitgehende Arbeitstheilung zu constatiren. Gewisse Organe dienen dazu, dem Boden Wasser sowie Mineralstoffe zu entziehen, andere haben die Fortpflanzung zu besorgen, wieder andere sind bestimmt, aus Kohlensäure und Wasser organische Körper zu erzeugen, also zu assimiliren etc. Und zwar erscheinen, wie auf den ersten Blick ersichtlich, vor allen Dingen die eigentlichen Laubblätter für diesen Zweck geeignet, denn sie bieten der Atmosphäre durch ihre gesammte Organisation eine grosse Oberfläche dar, sie können daher reichliche Kohlensäurequantitäten aufnehmen und in Folge ihres bedeutenden Chorophyllgehaltes eine lebhafte Kohlensäurezersetzung unterhalten. Uebrigens ist nicht zu übersehen, dass sehr allgemein an ein und derselben Pflanze nicht nur die Laubblätter, sondern ebenso die grünen Gewebe anderweitiger Organe, z. B. der Stengeltheile oder unreifer Früchte, assimilatorisch thätig sind, wenngleich nicht in dem Maasse wie die Blätter. Wenn den Pflanzen die grünen Laubblätter fehlen, wie es bei *Equisetum*, *Ephedra*, *Ruscus* und anderen Gewächsen der Fall ist, so übernehmen die grünen Stammgebilde die Functionen der Blätter und erzeugen in ihren Zellen reichliche Mengen organischer Substanzen.

Die Chlorophyllkörper entstehen stets im Protoplasma. Sie besitzen nur bei den Algen mannigfaltige Gestalten. In den Zellen der höheren Gewächse erscheinen sie als rundliche oder polyëdrische Gebilde und werden dann als Chlorophyllkörner bezeichnet.

Es ist von grosser Bedeutung, dass die Chlorophyllkörper aus einer protoplasmatischen Grundmasse und einem Farbstoffgemenge, welches der ersteren imprägnirt ist, bestehen. Die Grundmasse an sich zeigt alle Reactionen

der Proteïnstoffe, und über die Bildung der Chlorophyllkörper hat sich SACHS, nachdem von GRIS[1]) sowie anderen Forschern schon einige Untersuchungen über die Entstehung dieser Zellenbestandtheile ausgeführt worden waren, wie folgt ausgesprochen:[2])

»Niemals entstehen Chlorophyllkörner im Zellsaft, sondern immer im Protoplasma selbst. In der Substanz des letzteren bilden sich, zwischen seinen Molekülen zerstreut, Substanztheilchen von wenigstens zweierlei Art; nämlich solche von eiweissartiger Natur und solche eines Chromogens, welches den Chlorophyllfarbstoff liefert. Beiderlei Moleküle, anfangs im Protoplasma gleichmässig vertheilt, sammeln sich später um bestimmte Anziehungspunkte, wobei sie sich von denen des Protoplasma selbst mehr und mehr absondern und unter sich zusammenlagern, Chlorophyllkörner bilden.«

Die Stärkekörner, welche, wie später ausführlicher gezeigt werden soll, in Folge des Assimilationsprozesses in den Chlorophyllkörpern entstehen, haben gewöhnlich nichts mit der Bildung derselben zu thun. Nur in bestimmten Fällen, allerdings nach den neueren Untersuchungen von G. HABERLANDT[3]) und anderer Beobachter häufiger, als man früher annahm, erfolgt die Bildung der Chlorophyllkörner nicht derartig, dass sich Plasmamassen um bestimmte Bildungsmittelpunkte, die aber keine Stärkekörner sind, ansammeln und unter normalen Verhältnissen ergrünen, sondern in anderer Weise. Bei Beginn der Keimung der Samen von *Phaseolus vulgaris* treten z. B. in den Epidermiszellen der Cotyledonen, die vorher stärkefrei waren, alsbald Amylumkörner auf. Diese umgeben sich mit ergrünendem Protoplasma und die auf diese Weise entstandenen Chlorophyllkörner können sich nun fernerhin genau so wie die entsprechenden, auf anderem Wege entstandenen Gebilde verhalten. Die Stärke kann aus den Körnern verschwinden; dieselben sind im Stande sich zu theilen und assimilatorische Thätigkeit geltend zu machen.

Manche Pflanzen und Pflanzentheile zeigen keine grüne Farbe, enthalten aber dennoch Chlorophyll und sind in Folge dessen im Stande, zu assimiliren. So ist es bei vielen Algen, indem nämlich die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörper neben dem grünen Chlorophyllfarbstoff noch mit Chromogenen von anderer Farbe imprägnirt ist, wodurch eben die grüne Färbung des ersteren Farbstoffes verdeckt wird. Die blaugrünen Phycochromaceen führen in ihren Chlorophyllkörpern neben Chlorophyll einen in Wasser löslichen Farbstoff (wahrscheinlich ein Farbstoffgemisch), das Phycochrom. In den Chlorophyllkörpern der Florideen hat man einen in Wasser löslichen Körper, das Phycoerythrin, der die rothe Farbe jener Algen bedingt, entdeckt. Die Fucaceen und Diatomeen führen einen in Alkohol löslichen braungelben Farbstoff in ihren Chlorophyllkörpern.

Ebenso hat WIESNER[4]) in den Zellen des Haut- und Grundgewebes von *Neottia nidus avis* und der Orobanchen bräunliche Farbstoffkörperchen entdeckt, die sich bei der Behandlung der Pflanzengewebe mit Alkohol, Aether oder Benzin grün färben. Der braune Farbstoff ist leichter in jenen Flüssigkeiten löslich als der grüne. Dieser letztere ist mit dem Chlorophyll identisch, und DRUDE hat sogar constatiren können, dass die *Neottia nidus avis* im Stande ist, schwach zu assimiliren.

[1]) Vergl. GRIS, Annal. d. sc. nat. 1857. T. 7 pag. 179.

[2]) Vergl. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie d. Pflanzen. pag. 315.

[3]) Vergl. G. HABERLANDT, Botan. Zeitung 1877. pag. 362.

[4]) Vergl. WIESNER, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. 8. Bd. pag. 576.

Manche chlorophyllreiche Laubblätter erscheinen nicht grün, weil ihre chlorophyllführenden Zellen selbst noch anderweitige Farbstoffe (im Zellsaft gelöste) enthalten, oder weil sie von einer besondere Farbstoffe führenden Epidermis überzogen werden. Das letztere ist z. B. bei den jüngeren Pflanzen von *Atriplex hortensis* der Fall, und es genügt hier, die rothe Epidermis von den Blättern zu entfernen, um die grüne Färbung der Mesophyllzellen sofort zu erkennen. Auch die rothblätterigen Varietäten von *Corylus* sowie *Fagus* lassen das Vorhandensein des Chlorophylls nur in Folge der Gegenwart anderer Farbstoffe nicht unmittelbar erkennen; die bunten Blätter der Pflanzen sind aber, wie CORENWIEDER[1]) fand, im Stande, Kohlensäure zu zerlegen, weil sie, wie CLOEZ[2]) besonders nachwies, Chlorophyll führen. Ueberhaupt haben alle bezüglichen Untersuchungen ergeben, dass nur chlorophyllhaltige Pflanzentheile assimiliren können, und dass die Energie, mit der die Assimilation stattfindet, in genauester Beziehung zu dem Chlorophyllgehalt der Pflanzentheile steht.

b) Das optische Verhalten des Chlorophyllfarbstoffes. Ueber das optische Verhalten des Chlorophyllfarbstoffes liegen sehr viele Untersuchungen vor. Es kann hier keineswegs unsere Aufgabe sein, die Resultate derselben nur einigermaassen eingehend zu behandeln; vielmehr kommt es allein darauf an, auf einige der wichtigsten Ergebnisse, die man bei dem Studium des grünen Farbstoffes, welcher sich in Verbindung mit einer protoplasmatischen Grundmasse in den Chlorophyllkörpern vorfindet, gewonnen hat, aufmerksam zu machen, und vor allen Dingen muss auf die bezüglichen Untersuchungen von KRAUS hingewiesen werden.[3])

Derselbe stellte sich zunächst alkoholische Chlorophylllösungen dar und untersuchte dieselben im frischen, unveränderten Zustande spectroskopisch. Das Absorptionsspectrum einer weingeistigen Chlorophylllösung zeigt sieben Bänder, von denen vier (I—IV) schmale in der ersten, drei breite (V—VII) in der zweiten Spectralhälfte liegen. Die vier ersten Bänder liegen im Roth, Orange, Gelb und Lichtgrün; das erste, zwischen B und C gelegene, ist allein scharf begrenzt und vor allen Dingen für den Chlorophyllfarbstoff charakteristisch. Es ist wichtig, dass das Spectrum einer alkoholischen Chlorophylllösung in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen grüner Blätter übereinstimmt.

Das Chlorophyllspectrum ist nach KRAUS als ein Combinationsspectrum anzusehen. Es entsteht durch Uebereinanderlagerung der Spectra von mindestens zwei Farbstoffen, eines gelben und eines blaugrünen Körpers nämlich, von denen der erstere nur Absorption im Blau und Violett, der letztere in diesem und insbesondere im Roth und Grün besitzt. Die beiden im Chlorophyll mit einander gemischten Farbstoffe kann man am zweckmässigsten von einander trennen, wenn man die alkoholische Flüssigkeit mit Benzol schüttelt. Der blaugrüne Farbstoff, das Kyanophyll, löst sich in dem Benzol auf, der gelbe, das Xanthophyll, dagegen wird vom Alkohol zurückgehalten.[4]) Das Kyanophyll

---

[1]) Vergl. CORENWIEDER, Compt. rend. 1863. T. 57, pag. 266.

[2]) Vergl. CLOEZ, Ebendaselbst. pag. 834.

[3]) Vergl. KRAUS: Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart.

[4]) KONRAD (Flora. 1872. pag. 396) ist der Ansicht, dass die Zerlegung des Chlorophylls in Kyanophyll und Xanthophyll, wie sie von KRAUS durchgeführt worden, durch keinen rein dialytischen Prozess, sondern durch chemische Zersetzung des normalen Chlorophyllfarbstoffes bedingt werde. TREUB (Flora, 1874, pag. 55) hat aber die Unhaltbarkeit dieser Auffassung schlagend dargethan.

verursacht die Absorptionsbänder des Chlorophylls im Roth, Orange, Gelb und Grün (I—IV) und besitzt ausserdem drei Bänder im Blau und Violett, von denen besonders das zweite den hervorragendsten Antheil an der Bildung des Bandes VI im Chlorophyllspectrum hat. Das Xanthophyll besitzt drei Bänder im Blau und Violett, von denen das erste bei F gelegene das Band V des Chlorophylls hervorruft.

Wenn sich Keimpflanzen von Mono- sowie Dicotyledonen im Finstern entwickeln, so bildet sich bekanntlich die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörner ganz normal aus. Die Körner nehmen aber keine grüne, sondern eine gelbe Farbe an, und das entstandene Chromogen soll nach KRAUS völlig identisch mit dem Xanthophyll sein.

Es ist angegeben worden, dass das Xanthophyll nach KRAUS ein Absorptionsspectrum besitzt, dem die Bänder in der weniger brechbaren Hälfte völlig fehlen sollen. PRINGSHEIM,[1]) der sich neuerdings mit eingehenden Studien über das Chlorophyll befasste, hebt dagegen hervor, dass eine verdünnte, nach der Methode von KRAUS dargestellte Xanthophylllösung allerdings jene Bänder nicht hervortreten lässt, dass dieselben sich aber leicht nachweisen lassen, wenn man concentrirtere Lösungen verwendet, oder wenn man dickere Schichten der Xanthophylllösung beobachtet. Das Xanthophyll lässt dann alle sieben Absorptionsstreifen einer normalen Chlorophylllösung erkennen. Diese Thatsache veranlasste PRINGSHEIM aber noch nicht, eine definitive Anschauung über die optischen Eigenschaften des Xanthophylls auszusprechen, denn es wäre möglich, dass die erwähnten optischen Erscheinungen der gelben Lösungen, namentlich das Hervortreten des Bandes I zwischen B und C, zum Theil in Folge einer Verunreinigung derselben mit geringen Quantitäten des blaugrünen Farbstoffes verursacht werden. Und in der That scheinen nach neuen Untersuchungen von SACHSSE[2]) in den Chlorophyllkörpern neben grünen gewisse gelbe Farbstoffe vorzukommen, die das minder brechbare Licht gar nicht absorbiren, wenn sie in möglichst reinem Zustande dargestellt worden sind, hingegen im brechbaren Theil des Spectrum eine continuirliche Endabsorption, keine Bandabsorption, bedingen.

Die Kyanophylllösung zeigt nach PRINGSHEIM dasselbe Absorptionsspectrum wie eine normale alkoholische Chlorophylllösung, nur mit dem Unterschiede, dass die Bänder durch den Einfluss des Lösungsmittels etwas verschoben erscheinen.

Man wird demnach unzweifelhaft, wie es auch PRINGSHEIM und SACHSSE thun, daran festhalten müssen, dass in der protoplasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörper zwei Farbstoffe oder Farbstoffgruppen neben einander existiren. Bezeichnet man das gesammte Farbstoffgemisch als »Chlorophyll«, so wird man die grünen Substanzen als Kyanophyll- die gelben aber als Xanthophyllkörper unterscheiden dürfen. Das Spectrum des normalen Chlorophylls ist aber nicht als ein Combinationsspectrum im Sinne von KRAUS aufzufassen, sondern es werden die sieben Absorptionsstreifen desselben durch das Kyanophyll bedingt und das Xanthophyll verdunkelt, in Folge seiner continuirlichen Endabsorption, nur den Raum zwischen den Bändern des Kyanophylls auf der brechbareren Seite des Spectrum.

Der gelbe Farbstoff im Dunkeln erwachsener Pflanzentheile, der von PRINGSHEIM zutreffend als Etiolin bezeichnet worden, ist nicht, wie KRAUS annahm, mit dem Xanthophyll identisch, sondern muss als ein besonderer Körper, der dem Kyanophyll allerdings sehr nahe steht, angesehen werden. Das Absorptions-

---

[1]) Vergl. PRINGSHEIM, Monatsber. d. berlin. Akad. 1874 u. 1875.

[2]) Vergl. SACHSSE, Phytochemische Untersuchungen. Leipzig 1880. pag. 37.

spectrum des Etiolins ist nicht sehr wesentlich verschieden von demjenigen des Chlorophylls. Der Absorptionsstreifen I zwischen B und C tritt im Absorptionsspectrum des Etiolins nur hervor, wenn man mit dickeren Schichten der Etiolinlösung arbeitet, und ein fernerer Unterschied zwischen dem Etiolin und dem Chlorophyll besteht darin, dass das Band II des Chlorophyllspectrum im Etiolinspectrum eine Spaltung in zwei Bänder (Band IIa und Band IIb nach PRINGSHEIM) erleidet.[1])

Sehr beachtenswerth ist noch die Thatsache, dass der Chlorophyllfarbstoff lebhafte Fluorescenzerscheinungen zeigt, und im auffallenden Licht besitzt daher eine alkoholische Lösung des Blattgrüns eine blutrothe Farbe.[2])

Wenn man ein reines Spectrum auf die Oberfläche einer Chlorophylllösung fallen lässt, so zeigt sich, dass die Ausdehnung des Fluorescenzlichtes der Ausdehnung des Absorptionsspectrum des Chlorophylls fast genau entspricht. Ueberdies ergiebt sich, dass die Fluorescenz an der Oberfläche der Chlorophylllösung nicht an allen Stellen des Spectrum mit gleicher Intensität auftritt. Vielmehr entspricht der Lage der Bänder in Absorptionsspectrum des Chlorophylls fast genau die Lage derjenigen Stellen, an denen die Fluorescenz am lebhaftesten zur Geltung kommt.

Die Untersuchung des von einer Chlorophylllösung erzeugten Fluorescenzlichtes hat ergeben, dass dasselbe von fast homogener Beschaffenheit ist. Das Spectrum des Fluorescenzlichtes beschränkt sich nämlich auf einen kleinen Streifen im Roth.

Bemerkt sei noch, dass nach N. J. C. MÜLLER[3]) auch das in lebenden Blättern vorhandene Chlorophyll Fluorescenzerscheinungen zeigen soll, und dass Etiolinlösungen dieselbe monochromatische Fluorescenz wie Chlorophylllösungen erkennen lassen.

c) Die chemische Natur des Chlorophyllfarbstoffes. Das Studium der chemischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes ist aus verschiedenen Gründen mit sehr bedeutenden Schwierigkeiten verbunden, denn einerseits ist es nicht leicht, hinreichende Quantitäten des Körpers aus Pflanzentheilen zu isoliren, und weiter ist die Reindarstellung des Untersuchungsmaterials sehr umständlich und zeitraubend. Dazu kommt, dass das Chlorophyll ein Farbstoffgemenge repräsentirt, also die Nothwendigkeit vorliegt, die einzelnen Bestandtheile des Farbstoffes von einander zu trennen. Viel Gewicht ist bei der Behandlung der hier in Rede stehenden Verhältnisse von jeher auf die Frage gelegt worden, ob im Chlorophyll ein eisenhaltiger organischer Farbstoff vorhanden sei. Diese Frage scheint mir noch keineswegs sicher entschieden zu sein, obgleich unzweifelhaft feststeht, wie später gezeigt werden soll, dass die Gegenwart des Eisens als nothwendige Bedingung für die Entstehung des Chlorophylls angesehen werden muss.

Ueber die procentische Zusammensetzung der Chlorophyllfarbstoffe liegen viele Angaben vor, die aber zum grössten Theil wenig Vertrauen beanspruchen können. Sehr beachtenswerth dürften übrigens die Resultate der neuesten Untersuchungen SACHSSE's[4]) sein, wonach das Chlorophyll ein Gemenge mehrerer Farbstoffe darstellt, welche 66—72% C und 15—24% O enthalten. SACHSSE konnte

---

[1]) Mit dem Etiolin sehr nahe verwandt sind die gelben Blüthenfarbstoffe, die Anthoxanthinkörper.

[2]) Ueber die Fluorescenzerscheinungen des Chlorophylls vergl. man HAGENBACH in Poggd. Annal., Bd. 141. pag. 245 und LOMMEL, Ebendaselbst, Bd. 143. pag. 568.

[3]) Vergl. N. J. C. MÜLLER, Botan. Untersuchungen. 1871. Heft 1. pag. 12.

[4]) Vergl. SACHSSE, Phytochemische Untersuchungen. Leipzig. 1880.

fünf grüngefärbte Körper (Kyanophyllkörper) und mehrere gelbe Substanzen (Xanthophyllsubstanzen) isoliren. Die letzteren sind stickstofffrei; jedem gelben Farbstoff entspricht ein grüner, stickstoffhaltiger, mit demselben Kohlenstoffgehalt. Zu bemerken ist noch, dass die Chlorophyllfarbstoffe, zumal die gelben, höchst wahrscheinlich den Kohlehydraten chemisch nahe stehen.

d) Die Entstehung der Chlorophyllfarbstoffe. Werden die Samen von Mono- sowie Dicotyledonen ausgesäet, und entwickeln sich die jungen Pflanzen im Finstern, so nehmen sie eine mehr oder minder gelbe Farbe an. In diesen etiolirten Pflanzen, ebenso in denjenigen, welche im Finstern aus Knollen oder Zwiebeln hervorgehen, ist kein normales Chlorophyll, sondern nur Etiolin mit der protoplasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörner verbunden. Werden die gelben Pflanzen dem Lichte ausgesetzt, so ergrünen sie alsbald, und ich habe z. B. beobachtet, dass selbst ein Exemplar von *Hyacinthus*, das aus einer Zwiebel erwachsen war, sich zwei Monate lang im Finstern entwickelt hatte und viele Blätter sowie prachtvoll roth gefärbte Blüthen besass[1]), als dasselbe ans Licht gebracht wurde, noch ergrünte.[2]) Sehr merkwürdig ist, dass die Cotyledonen der Coniferen sowie die Laubblätter der Farne bei hinreichend hoher Temperatur selbst in tiefster Finsterniss ergrünen.

Wenn, wie angeführt worden, das Ergrünen der meisten Chlorophyllkörper allerdings an die Gegenwart des Lichtes gebunden ist, so muss doch betont werden, dass die normale Chlorophyllbildung bei zu geringer Lichtintensität, natürlich alle sonstigen Bedingungen vorausgesetzt, nicht erfolgt.[3]) Bei sehr schwachem Licht kommt das Ergrünen nicht zu Stande, aber es genügt schon einigermaassen intensives Licht (selbst Gaslicht), um den in Rede stehenden Prozess deutlich in die Erscheinung treten zu lassen.

Indem man speciellere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf den Vorgang des Ergrünens der Chlorophyllkörper anstellte, suchte man auch die Frage zu beantworten, welche Strahlen des Sonnenlichtes sich in erster Linie bei dem Zustandekommen jenes Prozesses betheiligen. Man hat etiolirte Keimpflanzen in die einzelnen, durch Schirme von einander gesonderten Regionen des objectiven Sonnenspectrums gebracht und gefunden, dass vor Allen die gelben und die benachbarten Lichtstrahlen das Ergrünen schnell herbeiführen. SACHS[4]) liess auf etiolirte Keimlinge Licht einwirken, welches entweder eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali oder eine Lösung von Kupferoxydammoniak passirt hatte. Die Apparate standen an einem hellen, aber nicht von direkten Sonnenstrahlen getroffenen Orte, und während die erstere Lösung nur rothe, orangefarbene, gelbe, einige grüne Strahlen und keine sogen. chemischen Strahlen, die zersetzend auf Chlorsilber einwirken, durchlässt, können von der zweiten Lösung gerade die brechbareren Strahlen des Sonnenlichtes (inclus. der chemischen Strahlen) nicht absorbirt werden. Es ergaben die Versuche von SACHS, dass die Bildung des normalen Chlorophyllfarbstoffes hinter der gelben Flüssigkeit ebenso schnell oder etwas schneller als hinter der blauen Lösung erfolgte. Die neueren Untersuchungen von WIESNER[5]) zeigen ebenfalls, wie die bereits erwähnten Beobachtungen anderer

[1]) Die Blüthenfarbstoffe bilden sich überhaupt im Finstern im Allgemeinen ganz normal aus.

[2]) Uebrigens habe ich auch beobachtet, dass einige Pflanzentheile (Blätter von Erbsenkeimlingen), wenn sie sehr lange im Finstern verweilt hatten, im Licht gar nicht mehr oder sehr schwach ergrünen.

[3]) Vergl. WIESNER, Die Entstehung d. Chlorophylls. Wien 1877. pag. 61.

[4]) Vergl. SACHS, Botan. Zeitung. 1864.

[5]) Vergl. WIESNER, Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1874. Aprilheft.

Forscher, dass diejenigen Strahlen, welche die bedeutendste subjective Intensität besitzen, das Ergrünen am schnellsten herbeiführen. Diffuses gelbes Licht bewirkt die Entstehung der grünen Chlorophyllfarbstoffe schneller als diffuses Licht, welches vorwiegend aus rothen oder blauen Strahlen besteht.

Interessant ist aber, wie WIESNER fand, die Thatsache, dass, wenn man die Versuche über den Einfluss verschieden brechbarer Lichtstrahlen auf die Chlorophyllbildung nicht mit diffusem, sondern mit direktem Sonnenlicht durchführt, wesentlich andere Ergebnisse erhalten werden. Es zeigt sich dann, dass die etiolirten Keimlinge im Weiss am langsamsten, schneller in einem vorwiegend aus gelben Strahlen bestehenden und noch schneller im rothen und blauen Lichte ergrünen. Dies merkwürdige Phänomen lässt sich nur in der folgenden Weise erklären. Es geht schon aus anderweitigen Untersuchungen hervor (vergl. WIESNER, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien, 1874, pag. 372 und 380), dass das Chlorophyll in den Pflanzenzellen unter dem Einfluss intensiven Lichtes ziemlich schnell zerstört wird. Die hier speciell angeführten Resultate der Arbeiten WIESNER's und ebenso anderweitige, auf die wir noch zurückkommen, lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass gelbe Lichtstrahlen die Zersetzung des Chlorophylls schneller herbeiführen, als rothe oder blaue, und das von WIESNER gewonnene Resultat, wonach etiolirte Keimlinge in direktem Sonnenlicht unter dem Einfluss der brechbareren sowie rothen Lichtstrahlen schneller ergrünen als unter dem Einfluss des gelben Lichtes, wird nur erklärlich, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, dass diese letzteren Strahlen unter den bezeichneten Umständen eine Chlorophyllquantität zersetzen, die so beträchtlich ist, dass sich weitaus nicht die Gesammtmenge des producirten Farbstoffes in den Pflanzenzellen anhäufen kann, während die blauen und rothen Strahlen keine so energisch zersetzende Wirkung zur Geltung bringen können. Man denke sich, dass im gelben Licht eine Chlorophyllmenge = 104, im blauen aber eine Quantität = 86 erzeugt werde. Im gelben Licht werde eine Chlorophyllmenge = 50, im blauen eine solche = 20 zersetzt. Die factisch zur Anhäufung gelangenden Chlorophyllmengen werden demnach = 54, resp. = 66 sein müssen. Erfolgt das Ergrünen der Keimlinge nicht im direkten Sonnenlicht, sondern im diffusen Tageslicht, so ist die Chlorophyllbildung im gelben Licht, wie unter dem Einflusse direkten Sonnenlichtes, weit energischer als im rothen und blauen Licht. Jetzt muss sich aber thatsächlich in den Keimlingen, die den Strahlen von bedeutendster subjectiver Intensität ausgesetzt sind, die erheblichste Farbstoffmenge anhäufen, weil die Chlorophyllzersetzung überhaupt nur sehr schwach ist und keinen wesentlichen Einfluss auf die zur Anhäufung gelangenden Chlorophyllquantitäten ausüben kann.

Bezüglich mancher Einzelheiten, die WIESNER bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Chlorophyllbildung erhielt, muss ich auf die citirte Abhandlung des genannten Forschers hinweisen. Dagegen ist hier noch speciell zu betonen, dass das Licht durchaus nicht als alleiniges Moment, welches einen Einfluss auf den Ergrünungsprozess ausübt, angesehen werden darf. Werden etiolirte Keimlinge bei niederer Temperatur dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt, so ergrünen sie nämlich nicht, und daraus erhellt, wie schon SACHS hervorgehoben, dass die Temperaturverhältnisse von wesentlicher Bedeutung für den Vorgang der Chlorophyllbildung erscheinen. WIESNER fand z. B., dass etiolirte Gerstenkeimlinge im Licht bei Temperaturen unter 4—5° C. nicht ergrünen. Am schnellsten erfolgt das Ergrünen bei 35° C., während höhere Temperaturen den Verlauf des

Ergrünungsprozesses wieder verlangsamen. Kressekeimlinge ergrünen bei einer Temperatur von 8° C. noch nicht. Steigende Temperatur, bis etwa 30° C., beschleunigt den in Rede stehenden Vorgang, während noch beträchtlichere Wärmegrade wieder verlangsamend auf denselben einwirken.[1])

Wenn man die Beobachtung macht, dass die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörner in den Zellen der Pflanzen, die sich im Finstern entwickelt haben, mit Etiolin imprägnirt ist, und wenn man ferner sieht, dass dieser Farbstoff bei hinreichend hoher Temperatur und unter geeigneten Beleuchtungsverhältnissen durch normales Chlorophyll (Gemenge von Xanthophyll- sowie Kyanophyllfarbstoffen) ersetzt wird, so liegt offenbar die Vermuthung nahe, dass diese letzteren Substanzen in genetischer Beziehung zu dem Etiolin stehen. In der That will WIESNER unter Benutzung einer hier nicht specieller zu beschreibenden Methode gefunden haben, dass etiolirte Pflanzentheile reicher an gelben Farbstoffen (Etiolin) als grüne (bezogen auf gleiche Trockensubstanzmengen) sind, und daraus würde also folgen, dass das Etiolin unter dem Einfluss des Lichtes zur Chlorophyllbildung Verwendung findet, indem ein Theil desselben in Xanthophyll, ein anderer aber in Kyanophyll übergeht. Ob die von WIESNER ausgesprochene Anschauung richtig ist, dass bei Helligkeiten, welche das Ergrünen, nicht aber die Sauerstoffabscheidung aus ergrünten Pflanzentheilen ermöglichen, etiolirte Keimpflanzen im Dunkeln in Folge einer Oxydation des Etiolins mehr Kohlensäure ausscheiden, als im Licht während der Chlorophyllbildung, erscheint für mich noch fraglich.

e) Die Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes. Wenn man eine alkoholische Chlorophylllösung mit wenig Salzsäure versetzt, so macht sich sogleich eine auffallende Veränderung derselben kenntlich. Die Flüssigkeit nimmt eine bräunlichgelbe Farbe an, und man kann durch genaue Untersuchung leicht constatiren, dass das Chlorophyll tiefgreifende Veränderungen erfahren hat. Ebenso sind organische Säuren im Stande, das Chlorophyll zu zersetzen.

Sehr beachtenswerth ist ferner der Umstand, dass Chlorophylllösungen, die dem Lichteinfluss ausgesetzt werden, sich alsbald zersetzen (Verfärben) und ein braungelbes Aussehen annehmen. Im direkten Sonnenlicht erfolgt die Verfärbung sehr schnell; sie kann unter den bezeichneten Verhältnissen bereits nach einer halben Stunde beginnen. Verdünntere Chlorophylllösungen werden schneller als concentrirtere zersetzt. Im Dunkeln bleiben Chlorophylllösungen häufig wochenlang unverändert; ebenso verfärben sie sich in wenig intensivem Licht nur sehr langsam.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass der Prozess der Verfärbung als ein Oxydationsvorgang aufzufassen sei. Dass diese Anschauung in der That als eine wol begründete anzusehen ist, geht schlagend aus den Ergebnissen solcher Untersuchungen hervor, bei deren Ausführung man Chlorophylllösungen bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt hat. Eine Verfärbung ist unter solchen Umständen nicht zu constatiren, während dieselbe aber alsbald zu Stande kommt, wenn dem Sauerstoff freier Zutritt zu den Chlorophylllösungen gewährt wird. Im Zusammenhange mit dem hier berührten Verhältnisse steht auch die Thatsache, dass die Lösung des Chlorophylls in Terpentinöl sich

---

[1]) Bemerkt sei noch, dass nach BÖHM (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1873, Juliheft) ein höherer Kohlensäuregehalt der Luft das Ergrünen etiolirter Keimlinge im Licht sehr verlangsamt oder gar völlig unmöglich macht.

viel schneller als die alkoholische Chlorophylllösung verfärbt, und dass sich diese letztere wieder viel schneller verändert als die ätherische (natürlich immer Lichtzutritt vorausgesetzt). Das Terpentinöl ist nämlich im Stande, sehr erhebliche Sauerstoffmengen zu absorbiren, während Alkohol und namentlich Aether viel weniger Sauerstoff binden können.

Mit Bezug auf die Frage nach denjenigen Strahlen des Sonnenlichtes, welche die Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes in einer Lösung am schnellsten herbeiführen, ist zu bemerken, dass weder die sogen. chemischen Strahlen noch diejenigen, welche vom Chlorophyllfarbstoff am energischsten absorbirt werden, hierbei am lebhaftesten wirken. Vielmehr vermögen die gelben sowie die Strahlen von ähnlicher Brechbarkeit wie diese, die Verfärbungserscheinung am schnellsten zu bewerkstelligen.[1])

Sehr beachtenswerth ist der Umstand, dass der in lebenden Pflanzenzellen vorhandene Chlorophyllfarbstoff ebenfalls vielfältigen Veränderungen anheimfallen kann, und dass dieselben häufig mit anderweitigen Veränderungen, welche die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörper erfährt, Hand in Hand gehen. Wenn man grüne Pflanzentheile ins Dunkele bringt, so verschwindet zunächst das Amylum aus den Chlorophyllkörpern; die plasmatische Grundmasse derselben verliert ihre homogene Beschaffenheit und wird feinkörnig, bis schliesslich die Veränderung, die der Farbstoff erleidet, immer deutlicher hervortritt.[2]) Der Chlorophyllfarbstoff erleidet aber auch in den Zellen unter dem Einflusse intensiveren Lichtes eigenthümliche Modificationen. Hierher gehört die Beobachtung BATALIN's,[3]) dass die Färbung stärker beleuchteter Blätter der Coniferen eine gelbliche wird, während Bedecken der Blätter mit halb durchsichtigem weissem Papier die grüne Farbe wieder hervorruft. Ebenso ist es bekannt, dass etiolirte Keimpflanzen im direkten Sonnenlicht langsamer ergrünen als im diffusen Licht, und ASKENASY[4]) fand, dass gewisse Moose an sonnigen Standorten eine gelbliche Farbe besitzen, im Schatten vegetirend aber grün erscheinen.[5])

Alle diese Thatsachen zwingen zu der Annahme, dass in den Chlorophyllkörpern zwei Prozesse nebeneinander verlaufen. Es wird einerseits unter dem Einfluss des Lichtes stets Chlorophyll gebildet, andererseits erfolgt aber auch stets eine Zerstörung des Chlorophylls, und dieser letztere Prozess kann unter Umständen (bei intensiver Insolation) mit besonderer Lebhaftigkeit zur Geltung kommen, so dass der Erfolg jenes ersten Vorganges mehr oder weniger in den Hintergrund tritt.

Wenn Früchte reifen, so nehmen sie häufig eine mehr oder weniger gelbe Farbe an, während sie im unreifen Zustande grün gefärbt waren. Auch dieser Prozess der Bildung eines gelben Farbstoffes in den Chlorophyllkörnern ist mit einer Veränderung des normalen Chlorophylls verbunden.

Merkwürdig sind die Farbenveränderungen, welche an über Winter aus-

---

[1]) Man vgl. über das hier Gesagte SACHS (Handbuch. pag. 13) und WIESNER (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, B. 69. Aprilheft).

[2]) Vergl. SACHS, Handbuch. pag. 335.

[3]) Vergl. BATALIN, Botanische Zeitung. 1874. pag. 433.

[4]) Vergl. ASKENASY, Ebendaselbst. 1875. pag. 460.

[5]) Mit diesen Erscheinungen nicht zu verwechseln ist das Phänomen des Hellerwerdens grüner Blätter bei intensiver Beleuchtung, welches in Folge der Lage und Gestaltveränderung der Chlorophyllkörner in den Zellen zu Stande kommt. Vergl. Specielleres bei STAHL, Botan. Zeitung. 1880. No. 22.

dauernden Blättern zu constatiren sind, und die von MOHL, KRAUS, sowie G. HABERLANDT[1]) und anderen Forschern genauer studirt wurden.

1. Die Gelbfärbung. Dieselbe lässt sich namentlich an den Blättern der Coniferen beobachten. Sie besteht darin, dass die Chlorophyllkörner eine gelbliche Färbung annehmen, sehr wenig scharf contourirt erscheinen und häufig völlig mit dem Plasma verschmelzen. Die Gelbfärbung macht sich häufig vor eintretendem Frost geltend; sie wird durch Lichtwirkung hervorgerufen und beruht darauf, dass der Chlorophyllfarbstoff in Folge der Lichtwirkung zerstört wird, aber wegen der herrschenden verhältnissmässig niederen Temperatur gar nicht oder nicht in genügenden Mengen neu entsteht. Werden die gelben Coniferenblätter ins warme Zimmer gebracht und dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt, so ergrünen sie.

2. Die Braunfärbung. Dieselbe ist namentlich schön an den Blättern von *Thuja* zu beobachten. Das Plasma der Pallisadenzellen sowie die Chlorophyllkörner nehmen eine rothbraune Farbe an, und die letzteren verschmelzen schliesslich völlig mit dem Plasma. Das Eintreten der Braunfärbung ist streng an den Eintritt des Frostes gebunden. Das Plasma wird unter der Einwirkung der Kälte, ohne übrigens seine Lebensfähigkeit einzubüssen, permeabel für gewisse Körper (wahrscheinlich organische Säuren), und diese wirken chemisch auf einen Theil des Chlorophyllfarbstoffes ein, während ein anderer Theil desselben, mit dem gebildeten braunen Farbstoffe gemischt, als solcher erhalten bleibt. Trotzdem die Braunfärbung durch die Frostwirkung erst in die Erscheinung tritt, ist das Licht doch für das Zustandekommen derselben nicht ohne Bedeutung. Nur die beleuchtete Seite der *Thuja*zweige wird unter dem Einfluss der Kälte nämlich gebräunt, und wenn man die Zweige, wie HABERLANDT dies that, um 180° dreht, so dass nun die grüne Schattenseite nach aussen gewendet erscheint, so ist selbst nach wochenlanger Frostwirkung keinerlei Aenderung der grünen Farbe bemerkbar. Das Licht schafft im Sommer und Herbst die Vorbedingung der winterlichen Braunfärbung und somit auch des einseitigen Auftretens derselben. Die Kälte ruft aber die Braunfärbung erst thatsächlich hervor.

Werden die gebräunten *Thuja*zweige hinreichend hoher Temperatur (15 bis 18° C.) ausgesetzt, so ergrünen ihre Blätter wieder. Dieser Prozess findet auch im Dunkeln statt und beruht auf einem Verschwinden des unter Vermittelung der Frostwirkung gebildeten braunen Stoffes.

3. Die Rothfärbung. Manche über Winter ausdauernde Blätter zeigen die interessante Erscheinung, dass sie sich auf ihrer Oberseite (selten auf der Ober- sowie Unterseite) schön roth färben. Diese Färbung kann allein in den Epidermiszellen oder in diesen und gleichzeitig in den Mesophyllzellen zur Geltung kommen. Das Phänomen, welches auf die Bildung eines rothen, im Zellsaft gelösten Stoffes (des Anthokyan) zurückgeführt werden muss, ist an den Blättern von *Sedum, Sempervivum, Mahonia, Waccinium* etc. beobachtet worden. Die Chlorophyllkörner bleiben schön grün und völlig intact; sie werden nur im Innern der Zellen zusammengedrängt. Die ganze Erscheinung wird offenbar im Herbst durch die sinkende Temperatur herbeigeführt und das Licht ist bei dem Zustandekommen derselben nur in den Fällen betheiligt, in welchen allein die Oberseite der Blätter die Rothfärbung erkennen lässt. Wenn man anthokyan-

[1]) Vergl. G. HABERLANDT, Sitzungsber. d. Akadm. d. Wiss. in Wien. 1876. Aprilheft. Man vergl. daselbst auch die ältere Literatur.

haltige Blätter im Dunkeln hinreichend hoher Temperatur aussetzt, so verschwindet der rothe Farbstoff, und die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Stellung wieder ein.[1])

Mit den hier erwähnten Erscheinungen nicht zu verwechseln sind diejenigen, welche sich in den Zellen der im Herbst abfallenden Blätter geltend machen. Die herbstliche Färbung der Blätter ist entweder eine gelbe, eine braune oder eine rothe, und in sehr vielen Fällen lassen sich an einem und demselben Blatte diese verschiedenen Farbentöne nebeneinander erkennen. Bei der Gelbfärbung der Blätter nehmen die Chlorophyllkörner selbst einen gelben Farbenton an, und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass dieser Erscheinung ganz ähnliche Ursachen zu Grunde liegen wie der analogen bei der Besprechung der Winterfärbung ausdauernder Blätter angeführten.[2]) Die Braunfärbung der Blätter im Herbst beruht, wie es scheint, auf einer durch die Kälte herbeigeführten mehr oder weniger weitgehenden Entmischung des Zellinhaltes, ein Prozess, der häufig mit der Bildung braun gefärbter humoser Stoffe verbunden sein mag. Die Rothfärbung ist auf die Entstehung gerbstoffartiger Körper, die sich im Zellsaft auflösen, zurückzuführen.

§ 4. Die Kohlensäure und der Assimilationsprozess. — Es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass den assimilationsfähigen Pflanzenzellen, wenn wirklich eine Bildung stickstofffreier organischer Verbindungen unter Vermittelung des Chlorophylls und unter dem Einflusse des Lichtes erfolgen soll, Kohlensäure sowie Wasser zur Disposition stehen müssen. Das Zustandekommen der Lebensthätigkeit in irgend einer Zelle überhaupt, setzt das Vorhandensein grösserer Wassermengen nothwendig voraus, so dass es also als überflüssig erscheint, hier weitere Rücksicht auf das Wasser zu nehmen. Dagegen fragt es sich, woher die Kohlensäure, welche den Kohlenstoff der in Folge der Assimilation gebildeten organischen Körper liefert, stammt.

Vor allen Dingen ist hier auf den Kohlensäuregehalt der Atmosphäre hinzuweisen. Wenn derselbe auch thatsächlich nur ein relativ geringer ist (10000 Volumtheile Luft enthalten etwa 3 Volumtheile Kohlensäure), so lassen dennoch schon die Ergebnisse, zu denen man mit Hülfe der Methode der Wassercultur gelangt ist, erkennen, dass die Kohlensäure der Atmosphäre thatsächlich von den Pflanzen verarbeitet werden kann, und dass ferner die Kohlensäure der Luft völlig ausreicht, um die Vegetation mit hinreichenden Quantitäten des nothwendigen kohlenstoffhaltigen Nahrungsmittels zu versorgen. Was den ersten Punkt anbelangt, so hat man zum Ueberfluss zu dessen Sicherstellung noch besondere Untersuchungen ausgeführt, und BOUSSINGAULT verfuhr dabei z. B. derartig, dass er grüne Sprosse in einen Glasballon brachte, um nunmehr Luft, deren Kohlensäuregehalt genau bekannt war, durch denselben zu leiten. Es zeigte sich, dass die aus dem Glasballon austretende Luft weit kohlensäureärmer als die eintretende war.

Weiter drängt sich die Frage auf, ob in den Blättern etc., nicht auch Kohlensäure, die aus dem Boden stammt, verarbeitet werden kann. Dass diese

---

[1]) Häufig scheinen in ein und demselben Blatte die verschiedenen hier erwähnten Färbungen neben einander zu Stande zu kommen.

[2]) Bemerkt sei noch, dass der gelbe Farbstoff in herbstlich gefärbten Blättern, mit dem Chlorophyll noch nahe verwandt ist. Die Verfärbung der Chlorophyllkörner im Herbst geht mit der Zerstörung der protoplasmatischen Grundmasse derselben Hand in Hand. Vergl. SACHS, Handbuch, pag. 332.

Frage eine berechtigte ist, liegt auf der Hand, denn im Boden werden ja in Folge der Zersetzung humoser Körper nicht unerhebliche Kohlensäurequantitäten gebildet; dieselben können, so darf man a priori annehmen, von der Bodenflüssigkeit aufgelöst werden und somit in den vegetabilischen Organismus, zunächst in die Wurzeln und von diesen aus in die grünen, assimilirenden Pflanzentheile, gelangen.

Die hier berührte Frage hat neuerdings durch MOLL[1]) eine eingehende experimentelle Behandlung erfahren. Derselbe cultivirte nämlich Exemplare von *Phaseolus*, *Cucurbita*, *Tropaeolum* und *Beta* in einem humusreichen Boden, und setzte die Untersuchungsobjecte, nachdem sich dieselben kräftig entwickelt hatten, unter Benutzung geeigneter Apparate solchen Bedingungen aus, dass die Blätter sich in einer völlig kohlensäurefreien Atmosphäre befanden, während die Wurzeln in dem humosen Boden weiter wuchsen. Nach Verlauf einiger Zeit (2—3 Tagen) wurden die Blätter auf einen Gehalt an Amylum untersucht, um die Frage entscheiden zu können, ob dieselben unter den bezeichneten Umständen assimilirt hatten.[2]) Es war aber das Vorhandensein von Amylum nicht zu constatiren, und daraus ergiebt sich das merkwürdige Resultat, dass Blätter in einem kohlensäurefreien Raum keine Assimilation unterhalten, wenn sie auch mit der Pflanze verbunden bleiben, und die Wurzeln derselben sich in einem humosen Boden, in welchem viel Kohlensäure erzeugt wird, entwickeln.

Weitere Versuche, die hier ebenfalls angeführt werden mögen, wurden derartig ausgeführt, dass die eine Partie eines grünen Pflanzentheils sich mit kohlensäurefreier Luft in Berührung befand, während eine andere Partie desselben Pflanzentheils gleichzeitig und in organischer Verbindung mit jenem ersteren in einer Atmosphäre, die 5% Kohlensäure enthielt, verweilte. Bei Beginn der Versuche waren die grünen Pflanzentheile stets stärkefrei. Die Amylumbildung erfolgte unter dem Einflusse des Lichtes nur in denjenigen Pflanzenzellen, welche sich in unmittelbarem Contact mit der kohlensäurereichen Luft befanden; sie unterblieb hingegen in denjenigen, welche von kohlensäurefreier Luft umgeben waren.

Aus diesen und anderen Beobachtungen von MOLL geht hervor, dass die Kohlensäure, welche einem beliebigen Pflanzentheil (Wurzel oder Blattstück) im Ueberfluss zur Verfügung steht, in einem mit diesem in organischer Verbindung stehenden anderen Pflanzentheil, welcher sich in kohlensäurefreier Luft befindet, niemals zur sichtbaren Stärkebildung Veranlassung geben kann. Ebenso hat sich ergeben, dass die einem beliebigen Pflanzentheil (Wurzel oder Blattstück) im Ueberfluss zur Disposition stehende Kohlensäure niemals die thatsächlich in einem mit jenem ersteren in organischer Verbindung stehenden Pflanzentheil, der von gewöhnlicher Luft umgeben ist, erfolgende Amylumbildung sichtbar zu beschleunigen im Stande ist.

Man wird somit zu der Annahme gedrängt, dass allein diejenige Kohlensäure, welche sich in unmittelbarer Berührung mit den grünen assimilirenden Pflanzenorganen befindet, thatsächlich für die Assimilationsthätigkeit derselben Verwendung

[1]) Vergl. MOLL, Landwirthschl. Jahrbücher. Bde. 6. pag. 327.

[2]) Vor Beginn der Versuche enthielten die Blätter niemals Stärke. Es wurden nämlich entweder im Dunkeln erwachsene Blätter, die also erst während der Versuche selbst ergrünen mussten, benutzt, oder grüne Blätter, welche durch längeres Verweilen im Finstern entstärkt worden waren. Zu bemerken ist noch mit Bezug auf das im Text Gesagte, dass das Amylum, wie später eingehender gezeigt werden soll, das verbreitetste erste leicht sichtbare Assimilationsprodukt repräsentirt. Erfolgt keine Assimilation, so entsteht auch keine Stärke in den Chlorophyllkörnern.

finden kann, eine Erscheinung, über deren Ursachen wir allerdings noch nicht unterrichtet sind.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungsresultate lassen auch erkennen, dass ohne die Gegenwart der Kohlensäure überhaupt keine Assimilation möglich ist und dies Resultat stimmt mit den Ergebnissen, zu denen anderweitige Beobachtungen sowie allgemeine Betrachtungen über das Leben der grünen Pflanzen führen, durchaus überein. Wenn Pflanzen in einer kohlensäurefreien Atmosphäre vegetiren, so ist die Assimilation ausgeschlossen[1]), und die Organismen verhalten sich in mancher Hinsicht genau so, als ob sie im Finstern verharrten; sie können nur so lange leben, als dies der vorhandene Vorrath an Reservestoffen gestattet.[2])

Interessant sind die bereits von SAUSSURE und neuerdings auch von BOUSSINGAULT untersuchten Phänomene, welche sich geltend machen, wenn grüne Pflanzen in einer abgesperrten Luftmenge, welche nicht künstlich entkohlensäuert wird, dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt werden. Unter solchen Umständen wird zur Zeit der Nacht in Folge von Stoffwechselprozessen, auf die wir im dritten Abschnitte specieller zurückkommen, viel Kohlensäure erzeugt. Am Tage wird diese Kohlensäure in Folge des Assimilationsprozesses wieder zersetzt, und der dabei frei werdende Sauerstoff dient abermals zur Kohlensäurebildung, die Kohlensäure aber aufs Neue zur Bildung organischer Körper. Das absolute Gewicht der Pflanzen kann unter den bezeichneten Umständen, da der Zutritt der Kohlensäure von aussen gehindert ist, natürlich keine Zunahme erfahren, aber nichts desto weniger bleiben die Gewächse unter günstigen Bedingungen, d. h. bei hinreichend langen Beleuchtungsperioden, selbst Monate lang am Leben. Ihr Trockensubstanzgehalt ist nach Abschluss der Versuche der nämliche wie vor Beginn derselben, denn die organische Substanz, die in Folge der Stoffwechselprozesse zersetzt worden ist, wird in Folge der Assimilation immer wieder neu gebildet.[3])

Es ist schon hervorgehoben worden, dass der procentische Kohlensäuregehalt der atmosphärischen Luft als ein sehr geringfügiger anzusehen ist. Allerdings wissen wir, dass die Vegetation trotzdem hinreichende Kohlensäurequantitäten in der Atmosphäre vorfindet, um sich normal entwickeln zu können, und es ist für das Verständniss dieser Thatsache wichtig, daran zu erinnern, dass die grünen Pflanzenzellen sich der Kohlensäure gegenüber unter dem Einflusse des Lichtes gewissermaassen wie Anziehungscentra verhalten. Sie zerlegen die aufgenommene

[1]) Man kann sich denken, dass grüne Pflanzentheile, die von einer kohlensäurefreien Atmosphäre umgeben werden, unter dem Einflusse des Lichtes geringe Kohlensäuremengen, die in Folge von Stoffwechselprozessen in den Pflanzenzellen selbst entstehen und den Gewächsen nicht schnell genug entzogen werden, zur Assimilation verwenden. Dass aber die Assimilationsenergie der grünen Pflanzen in künstlich entkohlensäuerter Atmosphäre gewiss eine äusserst unbedeutende ist, geht aus dem Umstande hervor, dass weder MOLL noch GODLEWSKI (vgl. Flora, 1873, pag. 377) in solchen grünen Zellen, die dem Licht in einer künstlich entkohlensäuerten Luft ausgesetzt waren, die Entstehung nachweisbarer Stärkemengen constatiren konnten.

[2]) Von der Bedeutung der Reservestoffe für die Pflanzen wird im dritten Abschnitt die Rede sein.

[3]) Sollen die hier erwähnten Experimente gelingen, so ist es zweckmässig, die Pflanzentheile mit einem verhältnissmässig grossen Luftvolumen in Berührung zu bringen, damit der procentische Kohlensäuregehalt der Luft in der Nacht kein zu erheblicher wird. Beträchtlichere Kohlensäuremengen wirken nämlich schädlich auf die Pflanzen ein.

Kohlensäure, und damit ist die Ursache für das Zustandekommen einer Gasbewegung gegeben, als deren Erfolg eine Sauerstoffabgabe seitens der Pflanzenzellen und eine Aufnahme von Kohlensäure aus der Luft angesehen werden muss. Eine Steigerung des Kohlensäuregehalts der Atmosphäre, mit der sich die grünen Pflanzenzellen in Contact befinden, erhöht, wie GODLEWSKI[1]) nachgewiesen hat, die Assimilationsenergie derselben. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass dieser Erfolg nur zur Geltung kommt, wenn der Kohlensäuregehalt der Luft eine bestimmte Grenze nicht überschreitet. Die Blätter von *Glyceria spectabilis* scheiden unter dem Einflusse hellen Tageslichts in der Zeiteinheit bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 8—10% die grösste Sauerstoffmenge ab; die weitere Erhöhung des Kohlensäuregehalts der Luft deprimirt die Sauerstoffabscheidung wieder. Für *Typha latifolia* sind die günstigsten Assimilationsbedingungen bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 5—7% gegeben.

§ 5. Der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Assimilationsenergie. — a) Vorbemerkungen. Wenn es sich überhaupt darum handelt, die Abhängigkeit physiologischer Prozesse von äusseren Verhältnissen zu studiren, so ist es vor allem wichtig, die Untersuchungsobjecte solchen Bedingungen auszusetzen, dass nur derjenige Faktor, dessen Wirksamkeit speciell geprüft werden soll, variirt, während alle übrigen Momente, die daneben noch von Einfluss auf den Verlauf der physiologischen Vorgänge im Organismus sein können, constant in derselben Weise auf die Pflanzen einwirken. Soll z. B. der Einfluss verschiedener Lichtintensität auf die Assimilationsenergie studirt werden, so sind die Pflanzentheile in allen Parallelversuchen derselben Temperatur auszusetzen etc. und nur die Beleuchtungsverhältnisse dürfen modificirt werden. Handelt es sich dagegen um das Studium des Einflusses, den die Temperatur auf die Assimilation ausübt, so werden die Versuche bei verschiedenen Wärmegraden, aber immer bei derselben Beleuchtung u. s. w. durchgeführt. Es liegt auf der Hand, dass die experimentelle Behandlung der Fragen nach dem Einflusse äusserer Bedingungen auf die Assimilationsenergie mit vielen Schwierigkeiten verbunden ist; indessen die Untersuchungen können allein dann brauchbare Resultate liefern, wenn man die angeführten Gesichtspunkte keinen Augenblick unberücksichtigt lässt, und wenn man fortwährend strenge Selbstkritik übt.

Zur genauen Feststellung der Energie, mit der die Assimilation erfolgt, stehen verschiedene Wege offen, und man wird je nach Umständen diesen oder jenen Weg betreten, um das erwünschte Ziel zu erreichen. Man kann die Menge der zersetzten Kohlensäure feststellen, oder man kann die Quantität des abgeschiedenen Sauerstoffs bestimmen. Ebenso ist die Ermittelung der in Folge der Assimilation von den Pflanzen erzeugten Menge an organischer Substanz häufig für die Feststellung der Assimilationsenergie von Bedeutung, oder es wird gar erforderlich, die Untersuchungsobjecte nach erfolgter Assimilation der Elementaranalyse zu unterziehen, um genau ermessen zu können, wie viel Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff in organische Verbindungen übergeführt worden sind.

b) Die Wirkung des Lichtes im Allgemeinen. Es ist bereits angeführt worden, dass die grünen Pflanzenzellen nur unter dem Einflusse des Lichtes assimiliren können. Die Kohlensäurezersetzung sowie die Sauerstoffabscheidung erfolgen nur unter dem Einflusse des Lichtes, und während grüne Pflanzentheile,

[1]) Vgl. GODLEWSKI, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 343.

wenn man sie unter Wasser gebracht hat, bei Lichtzutritt reichlich Gasblasen entweichen lassen, die wesentlich aus Sauerstoff bestehen, hört diese Gasabscheidung sofort auf, wenn man die Untersuchungsobjecte ins Dunkele bringt. Samen, die im Finstern keimen, werden fortschreitend ärmer an organischer Substanz, weil die Keimlinge nicht assimiliren können. Bei Zutritt des Lichtes entwickeln sich hingegen aus den Samen unter sonst günstigen Bedingungen kräftige Pflanzen, die fortwährend reicher an organischer Substanz werden. Instruktiv sind in dieser Hinsicht die Resultate der folgenden von BOUSSINGAULT[1]) durchgeführten Versuche:

Es wurde am 26. Juni je eine Bohne in einen mit ausgeglühtem Bimsstein gefüllten Topf gesteckt. Die eine Pflanze entwickelte sich unter dem Einflusse des Lichts, die andere im Finstern. Während der Vegetation wurde den Untersuchungsobjecten reines Wasser zugeführt, und am 22. Juli wurde der Versuch beendet.

	im Licht.		im Finstern.	
Gewicht der Samen	0,922	Grm.	0,926	Grm.
„ der Pflanzen	1,293	„	0,566	„
	Gewinn = 0,371	Grm.	Verlust = 0,360	Grm.
Kohlenstoff	„ = 0,1926	„	„ = 0,1598	„
Wasserstoff	„ = 0,0200	„	„ = 0,0232	„
Sauerstoff	„ = 0,1591	„	„ = 0,1766	„

Für die genauere Beurtheilung des vorstehend mitgetheilten Beobachtungsresultates ist es wichtig darauf hinzuweisen, worauf ich übrigens im dritten Hauptabschnitte specieller zurückkomme, dass die Pflanzen nicht nur im Finstern, sondern ebenso unter dem Einflusse des Lichtes eine erhebliche Menge ihrer Trockensubstanz in Folge von Stoffwechselprozessen verlieren. Wenn sich Keimpflanzen einerseits im Finstern, andererseits in einer kohlensäurefreien Atmosphäre unter dem Einflusse des Lichtes ausbilden, so erfahren die letzteren Untersuchungsobjecte fast genau denselben Trockensubstanzverlust wie jene ersteren. Die Assimilation kann unter den bezeichneten Umständen nicht erfolgen, und die in Folge des Stoffwechsels herbeigeführten Verluste an organischen Substanzen können nicht ersetzt werden. Wenn hingegen die Entwicklung der Pflanzen in einer kohlensäurehaltigen Luft bei Lichtzutritt stattfindet, so werden nicht nur unter sonst günstigen Umständen die durch Stoffwechselvorgänge herbeigeführten Verluste an organischen Stoffen gedeckt, sondern die Assimilation bewirkt sogar, dass das Trockensubstanzgewicht der Pflanzen mehr und mehr zunimmt und alsbald grösser als dasjenige der ausgelegten Samen wird.[2])

c) Die Lichtintensität. Dass die Energie der Assimilation eine Abhängigkeit von der herrschenden Lichtintensität zeigt, lässt sich leicht demonstriren. Wenn man Pflanzen, die unter Wasser dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind und unter diesen Umständen reichliche Sauerstoffmengen abscheiden, ins diffuse Licht bringt, so sinkt die Energie der Blasenabscheidung sofort. Ebenso kann man zeigen, wie ich es gethan habe, dass Pflanzen, die unter sonst gleichen Umständen verschieden intensivem Licht längere Zeit hindurch ausgesetzt sind,

---

[1]) Vergl. BOUSSINGAULT, Comptes rendus. T. 58. pag. 883.

[2]) Es ist hier noch zu betonen, dass auch die Strahlen irdischer Lichtquellen (Magnesiumlicht, Gaslicht, elektrisches Licht, Drumondsches Kalklicht), wenn dieselben intensiv genug sind, die Zersetzung der Kohlensäure in der grünen Pflanzenzelle herbeiführen können. Vgl. HEINRICH, Versuchsstationen. Bd. 13. pag. 136 und PRILLIEUX, Compt. rend. T. 69. pag. 408.

durchaus nicht die nämlichen Mengen an organischer Substanz in gleicher Zeit produciren. Schwieriger gestaltet sich die Frage nach den Beziehungen zwischen der Lichtintensität und der Assimilationsenergie, wenn es sich darum handelt, die genauen Relationen zwischen der Helligkeit des Lichtes einerseits sowie der Grösse der Assimilation andererseits festzustellen, und vor allen Dingen wird hier der Mangel an solchen photometrischen Methoden fühlbar, die eine Bestimmung der absoluten Grösse der Lichtintensität überhaupt und speciell der absoluten Intensität der für den Assimilationsprozess wichtigen Lichtstrahlen ermöglichen.

Man ist aber im Stande, die hier berührten Schwierigkeiten zu umgehen, und von Wolkoff[1]) hat das Verdienst, unseren Anschauungen über die Abhängigkeit der Energie, mit welcher die Assimilation erfolgt, von der Lichtintensität eine ganz bestimmte Richtung gegeben zu haben. Als Untersuchungsobject dienten grüne Pflanzen (*Ceratophyllum, Potamogeton, Ranunculus fluitans*), die in kohlensäurehaltiges Wasser gebracht wurden. Die Untersuchungsobjecte gelangten auf einem Schlittenapparate in einen allseitig geschlossenen Kasten, der nur von vorn durch eine matte Glasplatte Licht empfing. Die Pflanzen, deren Assimilationsenergie an der Lebhaftigkeit, mit der die Gasblasenabscheidung erfolgte, gemessen wurde,[2]) konnten mit Hülfe des Schlittens in verschiedene Entfernungen von der Glasplatte gebracht werden. Es ist nun ferner möglich, für jede Entfernung mit Hülfe der Bunsen-Roscoe'schen Methode die Menge der chemischen Strahlen des Lichtes zu ermitteln, und da unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen für alle leuchtenden Strahlen proportionale Intensitätsänderungen erfolgen mussten, so konnten die bei den Bestimmungen der Intensität der chemischen Strahlen gewonnenen Werthe auch als Maass für die Intensität der bei dem Prozesse der Assimilation thätigen Strahlen gelten. Alle Versuche wurden nur über kurze Zeiträume ausgedehnt, in denen keine erhebliche Aenderung des relativen Gehaltes des Sonnenlichtes an einzelnen Strahlengattungen eintritt. Eine mit *Ceratophyllum demersum* durchgeführte Versuchsreihe lieferte die folgenden Resultate:

Gemessene Lichtintensität.	Zahl der Blasen pro Minute.	Quotienten.
100	25	4,0
200	50	4,0
150	36	4,1
120	30	4,0

Die Assimilationsenergie (gemessen an der Grösse der Sauerstoffabscheidung) ist also der Intensität des Lichtes direkt proportional. Zu beachten ist aber, dass dieser Satz höchst wahrscheinlich nur für die Intensität des Lichtes innerhalb bestimmter Grenzen Gültigkeit besitzt. Es ist sehr wohl möglich, dass, wenn eine bestimmte Lichtintensität überschritten wird, die Assimilationsenergie wieder sinkt. Fraglich bleibt übrigens, ob die Intensität des Sonnenlichtes, wie sich dieselbe an der Erdoberfläche geltend macht, schon hinreicht, um eine derartige Depression der Assimilationsenergie zu bewerkstelligen.

d) Der Einfluss der Strahlen von verschiedener Brechbarkeit auf die Kohlensäurezersetzung. Nicht alle Strahlengattungen des Sonnenlichtes sind befähigt, die Kohlensäurezersetzung in der chlorophyllhaltigen Zelle

[1]) Vergl. von Wolkoff, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 5. pag. 12.

[2]) Dass diese Methode, wenn es sich um die Erlangung relativer Werthe für die Assimilationsenergie unter verschiedenen Umständen handelt, brauchbar ist, hat Pfeffer (vergl. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 1) gezeigt.

in gleichem Maasse herbeizuführen, und man hat sich vielfältig mit der experimentellen Behandlung der einschlägigen Fragen beschäftigt. Vor allen Dingen ist niemals aus dem Auge zu verlieren, dass es sich in der Pflanzenphysiologie und auch im Folgenden zunächst noch immer um die Beantwortung der Frage handelt, in welcher Weise die einzelnen Strahlengattungen des Sonnenlichtes, so wie sie in demselben vorhanden sind, auf die Kohlensäurezersetzung in der Pflanzenzelle einwirken.[1]) In dieser Beziehung sind vor allen Dingen drei Thatsachen durchaus sicher gestellt.

Erstens ist nämlich zu betonen, dass den ultrarothen Strahlen keine Thätigkeit bei der Assimilation zukommt. Ferner ist gewiss, dass die Kohlensäurezersetzung resp. die Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzenzellen, ja sogar der gesammte Prozess der Production von organischer Substanz in denselben unabhängig von der Mitwirkung der sogen. chemischen Strahlen, also der ultravioletten Strahlen, erfolgen kann.[2]) Hier sei die Bemerkung gestattet, dass es von einiger Wichtigkeit erscheint, wie es soeben geschehen, wenigstens von vornherein einen Unterschied zu machen zwischen dem Einfluss äusserer Bedingungen auf die Kohlensäurezersetzung bei der Assimilation und auf die schliessliche Bildung bestimmter Assimilationsprodukte. Denn es ist z. B. wohl denkbar, dass ein bestimmtes Moment die Sauerstoffabscheidung in gewissem Maasse begünstigt, aber nicht in demselben Grade fördernd auf die Entstehung des ersten leicht sichtbaren Assimilationsproduktes, der Stärke nämlich, einwirkt.

Als dritte feststehende Thatsache ist diese zu bezeichnen, dass die minder brechbaren, dem Auge heller erscheinenden Strahlen des Sonnenlichtes die Kohlensäurezersetzung vor allen Dingen herbeiführen, während sich die brechbareren Lichtstrahlen nur in unbedeutendem Maasse an dem Zustandekommen des in Rede stehenden Prozesses betheiligen. Wenn hier von minder brechbaren Strahlen die Rede ist, so sind darunter solche zu verstehen, welche von einer Lösung des zweifach chromsauren Kalis von bestimmter Concentration nicht absorbirt werden, sondern dieselbe ungeschwächt passiren, während als brechbarere Strahlen diejenigen anzusehen sind, welche von der Lösung des Kupferoxydammoniaks nicht zurückgehalten werden. Die Lösung des chromsauren Kalis, mit der SACHS[3]) bei seinen schon vor längerer Zeit durchgeführten Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Kohlensäurezersetzung experimentirte, liess das Roth, Orange, Gelb und etwas Grün durch; das Licht wirkte in höchst unbedeutender Weise auf photographisches Papier ein. Die Lösung des Kupferoxydammoniaks liess hingegen Violett, Blau und wenig Grün passiren, aber das Licht übte eine sehr energische Wirkung auf photographisches Papier aus. Als Maass für die Energie, mit der die Kohlensäurezersetzung erfolgte, diente die Anzahl von Gasblasen, welche in gleichen Zeiten von den in kohlensäurereichem Wasser verweilenden Wasserpflanzen, die dem Licht von verschiedener Brechbarkeit ausgesetzt waren, abgeschieden wurde, und dabei ergab sich, dass die Untersuchungsobjecte, während sie unter dem Einflusse des Lichtes, welches die Lösung von chromsaurem Kali passirt hatte, 20—23 Gasblasen in der Minute abschieden, unter dem Einflusse des gemischten blauen Lichtes höchstens 2 Blasen in der Minute lieferten.

---

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 278.

[2]) Vergl. A. MAYER, Lehrbuch d. Agriculturchemie. 2. Aufl. pag. 44, sowie Versuchstationen, 1867. pag. 396 und 1869. pag. 207.

[3]) Vergl. SACHS, Botan. Zeitung. 1864.

Es ist begreiflich, dass man sich nicht allein darauf beschränkte, den Verlauf der Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzenzellen unter dem Einflusse des gemischten farbigen Lichtes zu studiren, sondern dass man weiter ging, und sich bemühte, die Bedeutung ganz bestimmter Strahlengruppen des Sonnenlichtes für den in Rede stehenden Prozess festzustellen. Zu dem Zwecke brachte man die Pflanzen, mit denen man experimentirte, entweder in die verschiedenen Regionen des objectiven Spectrums und suchte mit Hülfe der Methode der Blasenzählung oder unter Anwendung gasanalytischer Methoden die Energie der Kohlensäurezersetzung festzustellen, oder man setzte die Untersuchungsobjecte dem Einflusse solchen Lichts von genau bekannter Beschaffenheit aus, welches verschiedene farbige Flüssigkeiten passirt hatte.

Es liegt von vornherein nahe, anzunehmen, dass diejenigen Strahlen, welche das bei dem Zustandekommen des Assimilationsprozesses unentbehrliche Chlorophyll am lebhaftesten absorbirt, auch die grösste Bedeutung für den Vorgang der Bildung organischer Substanz, resp. der Sauerstoffabscheidung seitens der Pflanzenzellen haben müssen. Unsere Auseinandersetzungen über das Absorptionsspectrum des Chlorophylls haben zu dem Ergebnisse geführt, dass das Blattgrün vor allen Dingen die rothen Lichtstrahlen zwischen B und C lebhaft absorbirt, und in Uebereinstimmung damit geben auch Lommel[1]), N. J. C. Müller[2]) sowie Timirjaseff[3]) an, dass die Kohlensäurezersetzung gerade unter dem Einflusse dieser Lichtstrahlen am allerlebhaftesten erfolge.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die Methode, deren sich die genannten Beobachter bei der Ausführung ihrer Untersuchungen bedienten, genau zu beleuchten. Und derartige Auseinandersetzungen erscheinen mir wenigstens hier um so entbehrlicher, als das Hauptresultat der erwähnten Untersuchungen selbst ganz sicher unrichtig ist. Ich sehe hier von den Ergebnissen älterer Arbeiten ab, möchte aber dagegen die Aufmerksamkeit des Lesers um so mehr auf diejenigen Untersuchungen hinlenken, welche Pfeffer[4]) über den in Rede stehenden Gegenstand ausgeführt hat.

Pfeffer benutzte zunächst zur Herstellung des Lichtes von bestimmter Brechbarkeit farbige Flüssigkeiten. Dabei zeigte sich z. B., dass die Kohlensäurezersetzung hinter einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali fast dreimal so lebhaft erfolgte, wie hinter einer Lösung von Anilinroth. Die erstere Flüssigkeit liess aber Roth, Orange, Gelb und etwas Grün ungeschwächt passiren; die letztere hingegen absorbirte alle Lichtstrahlen bis auf die rothen und orangefarbenen, welche ohne merkliche Lichtschwächung durchgingen. Daraus erhellt offenbar, dass nicht diejenigen Strahlen, welche die Lösung des Anilinroth zu passiren vermögen, also nicht die rothen Strahlen, den Assimilationsprozess am meisten begünstigen, sondern dass in dieser Hinsicht vor allen Dingen jene Strahlen von Bedeutung erscheinen, welche von der Lösung des doppelt chromsauren Kalis neben den rothen sowie orangefarbenen nicht absorbirt werden. Damit in Uebereinstimmung stehen die Ergebnisse anderweitiger Versuche

---

1) Vergl. Lommel, Poggend. Annal. Bd. 219. pag. 26.

2) Vergl. N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen. 1872. Hft. 1.

3) Vergl. Timirjaseff, Just's botanischer Jahresbericht f. 1875. pag. 779

4) Vergl. Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. Hft. 1. und botan. Zeitung, 1872. No. 23. Man vergl. auch die Angaben Pfeffer's in seiner ersten Abhandlung über die ältere Literatur.

PFEFFER's, und wenn man die Assimilationsgrösse im gemischten weissen Licht gleich 100 setzt, so ist dieselbe nach dem genannten Forscher im

Roth und Orange	= 32,1 %
Gelb	= 46,1 „
Grün	= 15,0 „
Blau, Indigo und Violett	= 7,6 „
	100,8 %.

»Die Summirung der für die Strahlen von bestimmter Brechbarkeit gefundenen Zersetzungswerthe giebt also fast genau 100, den Zersetzungswerth des gemischten Lichtes. Hieraus folgt aber ganz evident, dass jeder Spectralfarbe eine specifische Zersetzungskraft für Kohlensäure zukommt, welche dieselbe bleibt, gleichviel ob die betreffenden Strahlen für sich oder mit anderen combinirt auf assimilationsfähige Blätter einwirken; wenigstens so lange die Beobachtungen auf kurze Zeiten ausgedehnt werden.«

Die Versuche, deren Resultate von PFEFFER in der botanischen Zeitung publicirt worden sind, und die im objectiven Spectrum unter Benutzung der Methode der Gasblasenzählung durchgeführt wurden, lassen ebenso erkennen, dass nicht die rothen, sondern die gelben Lichtstrahlen am energischsten auf die Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzenzellen einwirken, und aus vielen Zahlenreihen haben sich dabei die folgenden mittleren Zersetzungswerthe für die einzelnen Regionen des Sonnenspectrums ergeben:

Roth	25,4
Orange	63,0
Gelb	100,0
Grün	37,2
Blau	22,1
Indigo	13,5
Violett	7,1.

Es sind nur die dem menschlichen Auge sichtbaren Strahlen des Sonnenlichtes im Stande, die Kohlensäurezersetzung in den Pflanzenzellen zu bewerkstelligen. Bei genauerer Betrachtung der Verhältnisse zeigt sich, dass diejenigen Strahlen, welche unserem Auge als die hellsten erscheinen, die gelben nämlich, in erster Linie von Bedeutung für die Sauerstoffabscheidung sind, während sowohl den minder brechbaren als auch den brechbareren Lichtstrahlen eine geringere subjective Helligkeit und zugleich eine geringere Bedeutung für den Prozess der Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzenzellen als den gelben zukommt. Diese Relation zwischen der subjectiven Helligkeit der einzelnen Lichtstrahlen einerseits und ihrem Vermögen andererseits, die Sauerstoffabscheidung mehr oder minder zu begünstigen, ist selbstverständlich nur als eine zufällige anzusehen.

Das objective Spectrum, mit welchem PFEFFER arbeitete, besass eine Länge von 230 Millim., und zwar kamen dabei auf Roth 33, auf Orange 20, auf Gelb 25, auf Grün 36 und auf die übrigen Farben 116 Millim. Somit leuchtet ein, worauf schon WOLKOFF[1]) hingewiesen hat, dass die Intensität der bei der Ausführung der Versuche PFEFFER's wirkenden Strahlen des Spectrums nicht gleich der Intensität der Strahlen im gemischten weissen Licht sein konnte. Die verschiedenen Strahlengruppen erfahren bei ihrem Durchgange durch ein Prisma nicht dieselbe Zerstreuung, während sie vor dem Spalt des Spectroskops denselben Raum einnehmen. Diese Verhältnisse sind bei der Be-

[1]) Vergl. WOLKOFF, JUST's botan. Jahresbericht f. 1875. pag. 783.

urtheilung derjenigen Resultate, zu denen man bei dem Studium des Einflusses der verschiedenen Strahlengattungen des objectiven Spectrums auf die Kohlensäurezersetzung gelangt ist, zu berücksichtigen, denn nur dann wird man die Frage nach der Abhängigkeit des Assimilationsprozesses von den einzelnen Strahlengruppen des Sonnenlichtes, so wie sie in demselben vorhanden sind, endgültig entscheiden können. WOLKOFF hat daher die von PFEFFER für die Sauerstoffabscheidung gewonnenen Werthe corrigirt, aber es ist zu beachten, dass der Sinn jener Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes, resp. der Farbe desselben und dem Vermögen der einzelnen Strahlengruppen, die Kohlensäurezersetzung in den Pflanzenzellen mehr oder minder zu begünstigen, dennoch in der Hauptsache derselbe bleibt. Die gelben, dem menschlichen Auge als die hellsten erscheinenden Lichtstrahlen sind in erster Linie von Bedeutung für den Prozess der Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzenzellen.

e) Die Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung von der Temperatur. Die Abhängigkeit der assimilatorischen Thätigkeit der grünen Zellen von den herrschenden Temperaturverhältnissen ist noch nicht eingehender studirt worden. Es liegt aber eine Untersuchung von HEINRICH[1]) über diesen Gegenstand vor, und zwar experimentirte derselbe mit den Blättern von *Hottonia palustris*. Die Sauerstoffabscheidung dieser Pflanzentheile beginnt, wenn dieselben in Wasser liegend, dem Sonnenlichte ausgesetzt werden, bei 2,8° C. Die höchste Temperatur, bei der die Blätter noch Gas abscheiden, soll zwischen 50 und 56° C. liegen. Zwischen diesen beiden Temperaturen, der niedrigsten und der höchsten, bewegt sich die Sauerstoffabscheidung in der Weise, dass sie energischer wird, je mehr sich die Temperatur von den äussersten Grenzen entfernt. Ungefähr bei 31° C. ist die Sauerstoffabscheidung am lebhaftesten. Die vorstehenden Angaben haben zunächst allein Bedeutung für die Blätter von *Hottonia palustris*. Die Sauerstoffabscheidung aus den Blättern anderweitiger Pflanzen wird zwar eine ähnliche Abhängigkeit von den Temperaturverhältnissen zeigen, aber es ist keineswegs von vornherein zu behaupten, dass die Lage des Temperaturminimums, Optimums und Maximums für den Prozess der Sauerstoffabscheidung in allen Fällen dieselbe ist.

§ 6. Die ersten leicht sichtbaren Assimilationsprodukte. — Wenn man grüne Pflanzentheile in einer kohlensäurereichen Atmosphäre dem Einflusse des Sonnenlichtes aussetzt, so zeigt sich, wie bereits die älteren Untersuchungen von BOUSSINGAULT mit einiger Sicherheit ergeben haben, dass das Volumen der Luft in Folge des Assimilationsprozesses keine wesentlichen Veränderungen erleidet. Neuerdings ist die Thatsächlichkeit dieses Verhältnisses insbesondere von HOLLE[2]) aufs Neue experimentell unter Benutzung der Blätter von *Prunus Laurocerasus* constatirt worden. Derselbe gelangte bei einigen seiner Experimente z. B. zu den nachfolgend aufgeführten Ergebnissen:

	Gesammtes Luftvolumen in Cc.	Darin CO_2 Cc.
	Versuch 1.	
Vor d. Versuch	66,81	4,46
Nach „ „	66,83	0,62
	+ 0,02	

[1]) Vergl. HEINRICH, Versuchsstationen. Bd. 13. pag. 136.

[2]) Vergl. HOLLE, Flora. 1877. pag. 118.

	Gesammtes Luftvolumen in Cc.	Darin CO_2 Cc.
	Versuch 2.	
Vor d. Versuch	67,36	8,12
Nach „ „	67,40	—
	+ 0,04	
	Versuch 3.	
Vor d. Versuch	65,19	3,10
Nach „ „	65,00	—
	— 0,19	

Die Blätter von *Prunus Laurocerasus* haben also bei der Ausführung dieser Versuche unzweifelhaft Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff producirt. Wenn man nun bedenkt, dass der Prozess der Assimilation nicht allein mit einem Verbrauch von Kohlensäure verbunden ist, sondern dass zur Bildung organischer Substanz ebenso Wasser erforderlich ist, und wenn man weiter in Erwägung zieht, dass das Volumen der in Folge der Zersetzung einer gewissen Kohlensäuremenge entstehenden Sauerstoffquantität gleich dem Volumen der zersetzten Kohlensäure selbst ist, so wird man unter Berücksichtigung der vorstehenden Zahlen schon zu gewissen Anschauungen über den Vorgang bei der Assimilation gelangen können. Es ist wenigstens denkbar, dass, da das Volumen der kohlensäurereichen Luft in Folge der Bildung organischer Substanz in den grünen Pflanzenzellen keine irgendwie wesentliche Veränderungen erleidet, die Gesammtmenge des abgeschiedenen Sauerstoffes der Kohlensäure entstammt, während das Wasser keinen Sauerstoff liefert.[1]) Demnach würde es nahe liegen, ein Kohlehydrat als Assimilationsprodukt anzusehen.

Auf ganz anderem Wege ist Sachs zu demselben Resultat gelangt. Mohl[2]) hatte nämlich die wichtige Entdeckung gemacht, dass in den Chlorophyllkörnern der Pflanzen sehr allgemein Stärkekörner auftreten. Sachs[3]) fand dann, dass die Chlorophyllkörner ergrünt sein müssen, wenn in den vorher stärkefreien Gebilden Amylum auftreten soll, und dass diese Amylumbildung in den ergrünten Chlorophyllkörnern allein unter dem Einflusse des Lichtes erfolgt. Die autochthone Stärkebildung im Chlorophyll ist also an dieselben Bedingungen geknüpft wie der Prozess der Sauerstoffabscheidung, und deshalb gelangte Sachs zu dem eine ganz fundamentale Bedeutung besitzenden Satze, dass das in den ergrünten Chlorophyllkörpern der Pflanzen unter dem Einfluss des Lichtes entstehende Amylum als direktes Assimilationsprodukt angesehen werden müsse.

In der That hat man durch ein eingehendes Studium der Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung einerseits und der Amylumbildung in den Chlorophyllkörpern andererseits von äusseren Bedingungen die Richtigkeit der Schlussfolgerung von Sachs nur bestätigen können. Kraus[4]) fand, dass mit steigender Lichtintensität die Geschwindigkeit der Stärkebildung steigt. In amylumfreien Chlorophyllkörpern von *Spirogyra* bildeten sich im diffusen Tageslicht in 2 Stunden, im direkten Sonnenlicht aber in 5 Minuten Amylummengen. Godlewski[5]) fand,

[1]) Ob der Assimilationsprozess thatsächlich in der hier angedeuteten Weise erfolgt, soll erst später entschieden werden.

[2]) Vergl. Mohl, Botan. Zeitg. 1855. pag. 113.

[3]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitg. 1862. No. 44.

[4]) Vergl. Kraus, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 7. pag. 511.

[5]) Vergl. Godlewski, Flora. 1873. No. 24.

dass die Stärkebildung im Chlorophyll bei einem Gehalte der umgebenden Luft von 8% Kohlensäure viel schneller erfolgte als in gewöhnlicher Luft. In kohlensäurefreier Luft erfolgte die Neubildung von Stärke in den Chlorophyllkörnern nicht[1]). FAMINTZIN[2]) constatirte, dass die Stärkebildung in den Zellen von *Spirogyra* unter dem Einflusse des Lampenlichtes zu Stande kommen kann. Unter dem Einflusse der minder brechbaren Strahlen, welche die Lösung des doppelt chromsauren Kalis passirt haben, erfolgt nach Beobachtungen des zuletzt erwähnten Forschers eine sehr lebhafte Amylumbildung in den Spirogyrazellen, während das gemischte blaue Licht, welches von einer Lösung des Kupferoxydammoniaks nicht absorbirt wird, die Entstehung von Stärkekörnern im Chlorophyll nach KRAUS[3]) nur sehr langsam herbeiführt. Es ist ferner experimentell festgestellt, dass nur grüne Pflanzen unter dem Einflusse des Lichtes und bei Gegenwart von Kohlensäure eine Steigerung ihres Trockensubstanzgewichtes erfahren können. Ferner hat MORGEN[4]) ermitteln können, dass die weniger brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes die Trockensubstanzzunahme der Pflanzen in höherem Maasse als die brechbaren Strahlen begünstigen, und unter Berücksichtigung der sämmtlichen, hier angeführten Thatsachen ergiebt sich, dass die Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzenzellen einerseits, sowie die Neubildung organischer Substanz, speziell die Stärkeerzeugung im Chlorophyllkorn, andererseits, sich genau von denselben äusseren Bedingungen abhängig erweisen. Dies berechtigt ferner zu dem Schluss, dass das Amylum in den Chlorophyllkörpern zum Mindesten in sehr vielen Fällen als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt angesehen werden muss.

Nur selten werden andere Körper als erste leicht sichtbare Assimilationsprodukte gebildet. Nach SACHS[5]) fehlt die Stärke den meisten Chlorophyllkörnern der grünen Theile von *Allium Cepa;* dafür kommen in den Zellen sehr bedeutende Glycosemengen vor, und SACHS betrachtet die Glycose in diesem Falle als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt.

Nach BRIOSI[6]) soll in den Blättern verschiedener Musaceen *(Musa Strelitzia)* fettes Oel als direktes Assimilationsprodukt auftreten. HOLLE[7]) sowie GODLEWSKI[8]) haben aber die Unrichtigkeit dieser Angaben dargethan. Wenn nämlich in Folge der Assimilation aus Kohlensäure und Wasser direkt fettes Oel gebildet würde, so müsste, da die Fette sehr sauerstoffarme Körper repräsentiren, viel mehr Sauerstoff, als in der verarbeiteten Kohlensäure vorhanden ist, abgeschieden werden. Das ist aber, wie die zuletzt genannten Forscher zeigten, nicht der Fall. Vielmehr erfährt das Luftvolumen, mit dem sich assimilirende

---

[1]) Wenn Pflanzen, deren Chlorophyllkörner Stärke führen, in kohlensäurefreier Luft dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt werden, so verschwindet das Amylum nach GODLEWSKI wie im Dunkeln aus den Chlorophyllkörnern. Unter normalen Verhältnissen verlässt ein Theil der producirten Stärke unzweifelhaft ebenfalls das Chlorophyllkorn, aber die Menge des erzeugten Amylums ist erheblicher, als die Quantität des verschwindenden, und aus diesem Grunde muss sich die Stärke in den assimilirenden Zellen anhäufen.

[2]) Vergl. FAMINTZIN, PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. 6. pag. 42.

[3]) Vergl. die soeben citirte Abhandlung von KRAUS.

[4]) Vergl. MORGEN, Botan. Zeitg. 1877. No. 35.

[5]) Vergl. SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 326.

[6]) Vergl. BRIOSI, Botan. Zeitg. 1873. No. 34.

[7]) Vergl. HOLLE, Flora. 1877. pag. 213.

[8]) Vergl. GODLEWSKI, Flora. 1877. pag. 216.

Blätter von Musaceen in Contact befinden, keine wesentliche Veränderung. Die Musaceen verhalten sich demnach anderen Pflanzen analog, und HOLLE hat in der That in den Blättern von *Strelitzia Reginae* Glycose nachweisen können, die er als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt betrachtet, während GODLEWSKI nicht nur in den Blättern der genannten Pflanze, sondern ebenso in denjenigen von *Musa* die Gegenwart von Stärkekörnern constatirte. Uebrigens will ich hier noch erwähnen, dass nach BORODIN[1]) in den Zellen von *Vaucheria sessilis* fettes Oel als alleiniges leicht sichtbares Assimilationsprodukt auftreten soll.

Es liegt auf der Hand, dass sich das Wasser bei dem Prozesse der Assimilation nicht einfach als solches mit dem Kohlenstoff der zersetzten Kohlensäure zu Stärke verbindet. Vielmehr muss vom chemischen Standpunkte aus daran festgehalten werden, dass bei der Amylumbildung aus Kohlensäure und Wasser eine ganze Reihe intermediärer Produkte entsteht. SACHSSE[2]) hat die Ansicht ausgesprochen, dass das Chlorophyll selbst als ein bei der Stärkebildung aus Kohlensäure und Wasser auftretendes Mittelglied anzusehen sei. Der Chlorophyllfarbstoff repräsentirt nach SACHSSE eine Substanz, die zu den Kohlehydraten in näherer Beziehung steht, und während das Chlorophyll selbst durch Reduction aus Kohlensäure sowie Wasser unter dem Einflusse des Lichtes gebildet wird, soll die Stärke erst aus dem Farbstoff hervorgehen. Neuerdings hält SACHSSE die hier geltend gemachte Auffassung übrigens nicht mehr aufrecht.[3])

In zwei sehr beachtenswerthen Abhandlungen hat PRINGSHEIM[4]) kürzlich die Ansicht ausgesprochen, dass bei der Assimilation zunächst ein Körper von viel geringerem Sauerstoffgehalt als die Kohlehydrate entstehe. Diese Substanz, welche der genannte Forscher, als Hypochlorin bezeichnet, kann unter Beihülfe von Salzsäure aus grünen Pflanzentheilen isolirt werden. Das Hypochlorin entsteht in den grünen Zellen der Angiospermen nur unter dem Einflusse des Lichtes, und es wird in den Zellen erst später bemerkbar, als der grüne Chlorophyllfarbstoff. In den bei Abschluss des Lichtes ergrünenden Zellen der Coniferen, tritt das Hypochlorin auch im Finstern auf; aber auch hier ist der grüne Farbstoff das Primäre.[5])

Der Chlorophyllfarbstoff und ebenso das Hypochlorin repräsentiren sehr sauerstoffarme Verbindungen. Wenn die genannten Körper wirklich die ersten leicht sichtbaren Assimilationsprodukte darstellen sollten, so müsste also zunächst bei der Assimilation eine sehr weitgehende Reduction der Kohlensäure sowie

[1]) Vergl. BORODIN, Botan. Zeitg. 1878. No. 32.

[2]) Vergl. SACHSSE, Die Chemie und Physiologie d. Kohlehydrate. 1877. pag. 56.

[3]) Vergl. SACHSSE, Phytochemische Untersuchungen. 1880. pag. 45.

[4]) Vergl. PRINGSHEIM, Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1879. Juli- und Novemberheft.

[5]) PRINGSHEIM's Anschauungen über die physiologische Bedeutung des Chlorophylls sind ganz eigenthümlich. Die Anhaufung des Hypochlorins in den Pflanzenzellen ist allerdings an das Vorhandensein des Chlorophylls gebunden, aber das Chlorophyll ist dennoch bei dem Processe der Assimilation nicht direkt betheiligt. Vielmehr dient der grüne Farbstoff vermöge seiner starken Lichtabsorption nur dazu, die Athmungsintensität der Pflanzen, welche nach PRINGSHEIM an sich durch die Lichtstrahlen eine wesentliche Steigerung erfährt und deshalb bei Abwesenheit des Chlorophylls unter dem Einfluss des Lichtes sehr viel bedeutender als im Finstern sein würde, zu deprimiren, so dass das Hypochlorin sich in der Pflanze anhäufen und in anderweitige organische Körper (namentlich Stärke) übergehen kann. Das Hypochlorin der im Dunkeln erwachsenen Coniferen ist kein Assimilationsprodukt, sondern gleich dem Amylum, welches z. B. häufig aus Fetten hervorgeht, ein Produkt von Stoffwechselprocessen.

des Wassers erfolgen und später müsste dann aus dem Chlorophyll oder Hypochlorin die Entstehung von Kohlehydraten unter Sauerstoffaufnahme bewerkstelligt werden. Denn nur unter diesen Voraussetzungen wird die Thatsache verständlich, dass die Assimilation mit der Abscheidung einer Sauerstoffmenge verbunden ist, deren Volumen demjenigen der verarbeiteten Kohlensäure entspricht. Man sieht, dass der Forschung hier noch ein weites Feld offen steht.

Vor der Hand möchte ich für meinen Theil noch daran festhalten, dass das Amylum in den bei weitem meisten Fällen als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt aufzufassen ist, und zwar habe ich mir, anknüpfend an die Anschauungen von BAYER[1]) und WIESNER[2]), die folgende Vorstellung über das Wesen des Assimilationsprozesses gebildet. Als Organ der Assimilation ist das ergrünte Chlorophyllkorn anzusehen. Bei Abschluss des Lichtes wird aus Kohlehydraten Etiolin gebildet. Dieses geht gewöhnlich erst unter dem Einflusse des Lichtes in normales Chlorophyll (Xanthophyll und Kyanophyll) über. Ein Theil des Chlorophyllfarbstoffs wird im Chlorophyllkorn durch Oxydationsprozesse unter allen Umständen zersetzt, so dass bei Lichtzutritt eine entsprechende Menge neu entstehen muss.[3]) Der Assimilationsprozess selbst wird ermöglicht, indem die im Chlorophyllkörper unter dem Einflusse des Lichtes zu Stande kommenden eigenthümlichen Bewegungszustände die Bildung einer Atomgruppe aus Kohlensäure sowie Wasser herbeiführen, welche die Zusammensetzung des Methylaldehyds besitzt.[4])

$$CO_2 - O = CO + O;$$
$$CO + H_2O = CH_2O + O.$$

Es wird also eine Sauerstoffmenge abgeschieden, deren Volumen gleich demjenigen der zersetzten Kohlensäure ist. Die Gruppe CH_2O kann, wie BUTLEROW[5]) gefunden hat, leicht in zuckerartige Körper übergehen, und aus diesen entsteht schliesslich in der Regel Amylum.

§ 7. Das Licht als Kraftquelle. — Der Assimilationsprozess führt, wie oft betont worden ist, zur Bildung organischer Substanzen. Diese Körper sind verbrennlich, und bei ihrer Oxydation wird Wärme frei, während die Kohlensäure sowie das Wasser, also das Material, welches zur Bildung organischer Stoffe in den grünen Pflanzenzellen verwandt wurde, als unverbrennlich erscheinen. Zieht man das Princip des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft in Betracht, so drängt sich die Frage nach dem Ursprung jener Wärme, welche in Folge der Oxydation der organischen Stoffe frei wird, sofort auf. Wir wissen heute mit aller Bestimmtheit, dass die Lichtstrahlen als Kraftquelle für den Prozess der Erzeugung organischer Körper angesehen werden müssen. Ohne den Zutritt des Lichtes ist ja keine Assimilation denkbar. Durch die Lichtstrahlen wird das Zustandekommen dieses Vorgangs erst ermöglicht, und es geht dabei die actuelle

---

[1]) Vergl. BAYER, Berichte d. deutschen chem. Gesellsch. Bd. 3. pag. 63.

[2]) Vergl. WIESNER, Die Entstehung des Chlorophylls. Wien. 1877.

[3]) Die Kohlensäure, welche im Chlorophyllkörper eventuell bei der Oxydation des Kyanophylls entsteht, wird vielleicht sofort wieder für den Assimilationsprozess in Anspruch genommen und die gebildete Stärke kann aufs Neue für die Regeneration von Chlorophyllfarbstoffen Verwendung finden.

[4]) Die Gruppe CH_2O besitzt insofern ein grosses physiologisches Interesse, als sie nicht nur in Folge des Assimilationsprozesses, sondern ebenso, wie später gezeigt werden soll, sehr allgemein bei Stoffwechselprozessen in der Pflanze entsteht.

[5]) Vergl. BUTLEROW, Annal. d. Chm. u. Pharm. Bd. 70. pag. 295.

Energie (lebendige Kraft) des Lichtes in potentielle Energie (chemische Spannkraft) der producirten organischen Substanz einerseits und des frei werdenden Sauerstoffes andererseits über. Die in den organischen Körpern angesammelte chemische Spannkraft wird bei der Oxydation derselben in Form von Wärme frei.

Wenn wir noch einmal auf die bereits berührte Frage nach der Leistungsfähigkeit der einzelnen Strahlengattungen bei dem Assimilationsprozesse zurückkommen, so ist hier abermals mit Nachdruck zu betonen, dass die sogen. chemischen (ultravioletten) Strahlen die chemische Arbeit bei der Assimilation nicht leisten können. Ebenso wenig dürfen jene rothen Lichtstrahlen, welche vom Chlorophyllfarbstoff so energisch absorbirt werden, als diejenigen angesehen werden, welche sich in erster Linie an dem Zustandekommen des Assimilationsprozesses betheiligen. Es ist allerdings einleuchtend, dass nur solche Strahlen für die Kohlensäurezersetzung eine Bedeutung besitzen können, welche von den Chlorophyllkörpern absorbirt werden, aber es würde durchaus unrichtig sein, wollte man die Entscheidung über die hier in Rede stehenden Fragen von dem Resultate rein deductiver Betrachtungen abhängig machen. Denn obgleich diejenigen Strahlen, welche das photographische Papier energisch zu schwärzen vermögen, und ebenso gewisse rothe Lichtstrahlen sehr lebhaft vom Chlorophyllfarbstoff absorbirt werden, haben die experimentellen Forschungen ergeben, dass die chemische Arbeit in den Chlorophyllkörpern in erster Linie von den gelben Lichtstrahlen geleistet wird. Es muss bei der Beurtheilung der in Rede stehenden Verhältnisse eben Berücksichtigung finden, dass nicht allein der grüne Farbstoff für das Zustandekommen der Assimilation von Bedeutung ist, sondern dass der gesammte Chlorophyllkörper (plasmatische Grundmasse und Farbstoff desselben) die Bildung von organischer Substanz vermittelt. Jene Strahlen, welche der Farbstoff so vollkommen absorbirt, gehen unzweifelhaft in neue Kraftformen über, aber ebenso gewiss ist es, dass den gelben Strahlen des Lichtes in erster Linie die Fähigkeit zukommt, die chemische Arbeit bei der Assimilation zu leisten.[1])

In Folge des Assimilationsprozesses werden der Atmosphäre im Laufe einer gegebenen Zeit sehr bedeutende Kohlensäuremengen entzogen. Dieser Kohlensäureverlust ist so erheblich, dass die Luft, wie man berechnet hat, wenn ihr gar keine Kohlensäure wieder zuflösse, in etwa 60 Jahren völlig kohlensäurefrei sein müsste. Es ist deshalb von grosser Wichtigkeit für die Fortexistenz des gesammten organischen Lebens auf unserem Planeten, dass der Kohlenstoff, der in den organischen Substanzen der Pflanzen vorhanden ist, sich nach dem Tode der Gewächse aufs Neue mit dem Sauerstoff zu Kohlensäure verbindet, welche ihrerseits wieder in den chlorophyllführenden Zellen unter dem Einflusse des Lichts zur Bildung organischer Körper Verwendung finden kann. Allein ein Bruchtheil des Kohlenstoffes der Pflanzenleiber fällt jenem Oxydationsprozesse nicht direkt anheim, sondern liefert das Material zur Bildung der sogen. Kohlengesteine (Torf, Braunkohlen, Steinkohlen). Dieser Kohlenstoff kann Jahrtausende lang im Schosse der Erde ruhen. Aber wenn der Mensch jene Kohlengesteine als Brennmaterial verwendet, so verbindet sich der Kohlenstoff derselben mit dem

---

[1]) Die übrigen leuchtenden Strahlen sind für die Kohlensäurezersetzung zwar nicht bedeutungslos, aber keine Strahlengattung leistet eine so grosse chemische Arbeit in den Pflanzenzellen wie die gelben Lichtstrahlen dies vermögen.

Sauerstoff der Luft zu Kohlensäure, und die potentielle Energie, welche seit unendlich langen Zeiten in den Kohlengesteinen aufgehäuft war, geht aufs Neue in lebendige Kraft über.

Sehen wir von gewissen rein chemischen Prozessen, durch welche in der Natur höchst wahrscheinlich gewisse organische Verbindungen aus anorganischem Material erzeugt werden, ab, so ist allein unter Vermittelung der chlorophyllhaltigen Zellen die Möglichkeit der Ueberführung anorganischer Körper in organische gegeben. Dadurch wird nun das Leben der grünen Pflanze von der eminentesten Bedeutung für dasjenige aller chlorophyllfreien Organismen (Thiere, sowie chlorophyllfreie Gewächse). Diese sind nicht im Stande zu assimiliren. Sie können sich allein auf Kosten bereits gebildeter organischer Verbindungen ernähren. Ohne die Thätigkeit der grünen Zellen ist auf unserem Planeten unter den bestehenden Verhältnissen kein thierisches Leben denkbar, denn unter Vermittelung jener Zellen erfolgt erst die Bildung der für die Entwicklung animalischer Organismen erforderlichen Stoffe, sowie die für das thierische Leben nicht minder bedeutungsvolle Ueberführung der actuellen Energie des Sonnenlichtes in potentielle Energie.[1])

Zweites Kapitel.

Die Entstehung der Proteïnstoffe in den Pflanzen.

§ 8. Das Wesen des Prozesses der Proteïnstoffbildung. — Wie die Assimilationsprodukte (Stärke, Zucker, Fette) das Material zur Bildung der Zellhaut liefern, so finden die Proteinstoffe in erster Linie bei der Entstehung des Protoplasma Verwendung. Im Folgenden kann es nun durchaus noch nicht unsere Aufgabe sein, genaueren Aufschluss über die merkwürdigen Eigenschaften des Protoplasma zu geben; es kommt vielmehr allein darauf an, denjenigen Prozessen, welche zur Bildung der wichtigsten Bestandtheile desselben, der Proteïnstoff- nämlich, führen, unsere Aufmerksamkeit zu schenken.[2])

Während die Assimilationsprodukte allein aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehen, enthalten alle Proteïnstoffe neben diesen Elementen — was von ganz hervorragender Bedeutung erscheint — noch Stickstoff sowie Schwefel. Die Entstehung der Eiweisskörper ist demnach nur unter Beihülfe stickstoff- sowie schwefelhaltiger Verbindungen möglich.

Wenn man grüne Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur cultivirt und den Untersuchungsobjecten allein anorganische Körper, den Stickstoff speciell in Form von Ammoniaksalzen oder salpetersauren Salzen, als Nahrungsmittel darbietet, so zeigt sich, dass sich die Gewächse durchaus normal entwickeln. Für uns beansprucht zumal diese Thatsache ein lebhaftes Interesse, dass unter den bezeichneten Umständen die Bildung bedeutender Proteïnstoffquantitäten erfolgen kann, und es ist von vornherein wahrscheinlich, dass die Entstehung der Eiweisskörper auf Kosten der in Folge des Assimilationsprozesses erzeugten stickstofffreien organischen Verbindungen sowie der Salpetersäure oder des Ammoniaks

[1]) Ich will hier noch bemerken, dass sich das Pflanzenreich heute allerdings in seiner Entwicklung in vielfältiger Beziehung abhängig von der Thierwelt zeigt, aber dass die Existenz der Vegetation doch keineswegs nothwendig an das Leben der Thiere gebunden erscheint.

[2]) Die im dritten Hauptabschnitt vorzunehmende Unterscheidung zwischen lebendigen und todten Eiweiss- oder Proteïnstoffmolekülen lasse ich hier noch gänzlich ausser Acht.

erfolgt. Erinnert man sich ferner an die sicher festgestellte Thatsache, dass die Pilze, z. B. die Gährungspilze, im Stande sind, unter geeigneten sonstigen Vegetationsbedingungen auf Kosten von Zucker und Ammoniaksalzen erhebliche Proteïnstoffquantitäten zu bilden[1]), so wird man in der Ansicht, nach welcher in den Pflanzenzellen aus stickstofffreien organischen und stickstoffhaltigen anorganischen Stoffen Proteïnkörper hervorgehen können, nur noch bestärkt. Die hier zuletzt erwähnten Erfahrungen beanspruchen aber noch ein weitergehenderes Interesse, denn sie zeigen, dass der Prozess der Proteïnstoffbildung selbst in Zellen erfolgen kann, die kein Chlorophyll enthalten. Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass die Proteïnstoffe nicht nur in grünen Zellen, sondern überhaupt in jeder Pflanzenzelle entstehen können, und wenn EMMERLING[2]) kürzlich gezeigt hat, dass die von den Pflanzen aus dem Boden aufgenommene Salpetersäure in allen Theilen der Wurzeln und des Stengels in erheblichen Mengen nachgewiesen werden kann, in den grünen Blättern aber fast völlig verschwindet, so darf daraus nicht der Schluss gezogen werden, dass diejenigen Organe, welche das Geschäft der Assimilation in erster Linie besorgen, allein für die Proteïnstoffbildung von Bedeutung erscheinen. Jene Thatsache erklärt sich vielmehr einfach unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die Blätter in Folge ihrer assimilatorischen Thätigkeit insbesondere reich an stickstofffreien Körpern, also an solchen Stoffen sind, die neben Salpetersäure oder Ammoniak bei dem Zustandekommen der Eiweissbildung Verwendung finden.

Wenn man von der gewiss begründeten Vorstellung ausgeht, dass die Proteïnstoffbildung nicht allein in den grünen, sondern überhaupt in allen Pflanzenzellen, mögen dieselben Chlorophyll führen, oder mag ihnen dieser Farbstoff fehlen, erfolgen kann, so ist von selbst klar, dass dem Prozesse, welcher bei der Erzeugung von Eiweisskörpern zur Geltung kommt, ein wesentlich anderer Charakter als dem Assimilationsvorgange eigenthümlich sein muss In der That haben die vorliegenden experimentellen Forschungen zu dem Ergebnisse geführt, dass die Proteïnstoffbildung, aus stickstofffreien organischen Körpern (z. B. Substanzen von der Zusammensetzung der Kohlehydrate) und stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen (z. B. Salpetersäure), wie von vornherein zu erwarten, nicht mit einer Sauerstoffabscheidung, sondern im Gegentheil mit Kohlensäureproduktion verbunden ist.[3])

KELLNER[4]) beobachtete, dass die Salpetersäure, welche keimenden Samen (Erbsen) in Verbindung mit Basen dargeboten wird, und welche die Samen aufgenommen haben, mit fortschreitender Evolution des Embryo verschwindet. Die Salpetersäure ist unzweifelhaft mit den vorhandenen Kohlehydraten in chemische Wechselwirkung getreten, und die zur Geltung kommenden Prozesse haben schliesslich zur Bildung von Proteïnstoffen geführt. Besondere Beachtung verdient aber hier mit Bezug auf das oben Gesagte der Umstand, dass die Erbsen, welche salpetersaure Salze aufgenommen hatten, ausnahmslos in der Zeiteinheit grössere Kohlensäuremengen producirten als diejenigen, denen jene stickstoffhaltige anorganische Substanz nicht zur Disposition gestellt worden war. Die

---

[1]) Vergl. die Zusammenstellungen in A. MAYER's Gährungschemie. 1874. pag. 109.

[2]) Vergl. EMMERLING, Versuchsstationen. B. 24. pag. 113.

[3]) Die Prozesse, welche bei der Proteïnstoffbildung zur Geltung kommen, gehören, wie im dritten Hauptabschnitt gezeigt werden soll, in die Kategorie der Stoffwechselvorgänge.

[4]) Vergl. KELLNER, Versuchsstationen. B. 17. pag. 408.

Proteïnstoffbildung auf Kosten von Kohlehydraten sowie Salpetersäure ist, so dürfen wir gewiss schliessen, mit Kohlensäurebildung verbunden.

Sehen wir zunächst gänzlich von dem Schwefelgehalte der Proteïnstoffe ab, so können wir die Zusammensetzung derselben durch die empirische Formel $C_{12} H_{19} N_3 O_4$ ausdrücken, und wir können uns ferner, wie es A. MAYER bereits gethan, mit Hülfe der nachstehenden Formelgleichung eine Vorstellung über die bei der Eiweissbildung stattfindende Reaction bilden:

$$C_{37} H_{74} O_{37} + 6 HNO_3 = 2 C_{12} H_{19} N_3 O_4 + 21 H_2O + 13 CO_2.$$

Es darf als höchst wahrscheinlich angesehen werden, dass die salpetersauren Salze, welche mit Hülfe der Wurzeln von den Pflanzen aufgenommen worden sind, nicht direkt mit stickstofffreien organischen Stoffen zur Bildung der Proteïnkörper in chemische Wechselwirkung gerathen. EMMERLING[1]) hat nämlich gefunden, dass salpetersaurer Kalk sowie salpetersaures Kali ausserhalb des Organismus durch Oxalsäure zersetzt werden können, und es ist anzunehmen, dass die im vegetabilischen Organismus so häufig entstehende Oxalsäure (wahrscheinlich auch andere organische Säuren) ebenfalls zersetzend auf die Nitrate einwirkt. Als Produkte des Zersetzungsprozesses werden einerseits oxalsaure Salze gebildet, die sich entweder im Pflanzensaft auflösen (oxalsaure Alkalien), oder in Krystallform in den Zellen abgeschieden werden (oxalsaurer Kalk[2])), andererseits wird aber Salpetersäure in Freiheit gesetzt. Dieser chemisch active Körper wirkt auf organische stickstofffreie Verbindungen ein. Es kommt unter Kohlensäure- sowie Wasserabscheidung ein Reductionsprozess zu Stande, der sowohl in chlorophyllhaltigen als auch in chlorophyllfreien Zellen vor sich gehen kann und keineswegs wie der Assimilationsprozess mit dem Uebergang actueller in potentielle Energie verbunden ist, sondern gerade von dem entgegengesetzten Erfolg begleitet sein muss. Als Endprodukte der Reaction sind, abgesehen von der Kohlensäure sowie dem Wasser, Proteïnstoffe anzusehen. Möglich ist es, dass als intermediäre Produkte Säureamide oder Amidosäuren gebildet werden.[3])

Dass das Ammoniak als solches chlorophyllhaltigen sowie chlorophyllfreien Gewächsen als Nahrungsmittel dienen kann, ist kaum zweifelhaft. Die Prozesse, welche bei der Proteïnstoffbildung auf Kosten von Ammoniak und stickstofffreien organischen Stoffen zur Geltung kommen, sind den soeben etwas spezieller betrachteten in vieler Hinsicht ähnlich, namentlich insofern, als die Eiweissbildung aus stickstofffreien organischen Substanzen und Ammoniak ebenfalls mit Kohlensäure sowie Wasserabscheidung verbunden sein wird. Die Frage, ob der freie atmosphärische Stickstoff für die Proteïnstoffbildung von Bedeutung erscheint, und ob stickstoffhaltigen organischen Körpern eine Bedeutung in der hier in Rede stehenden Beziehung beigemessen werden darf, soll im folgenden Paragraphen ihre Beantwortung finden.

§ 9. Die stickstoffhaltigen Nahrungsmittel der Pflanzen. a) Der freie atmosphärische Stickstoff. Mit der Frage, ob der ungebundene Stickstoff der Luft in den Pflanzen zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden kann, haben sich die Pflanzenphysiologen bereits lange beschäftigt. Diese

[1]) Vergl. EMMERLING, Versuchsstationen. B. 17. pag. 173.

[2]) Ich will hier noch bemerken, dass nach HOLZNER (Flora 1867) auch dadurch Krystalle von oxalsaurem Kalk in den Pflanzenzellen entstehen, dass die Oxalsäure zersetzend auf phosphorsauren und schwefelsauren Kalk einwirkt.

[3]) Vergl. EMMERLING, Versuchsstationen. B. 24 pag. 113 und KELLNER, landwirthschl. Jahrbücher. B. 8. Supplementheft.

Frage beansprucht auch in der That ein hohes theoretisches sowie praktisches Interesse, und es ist erfreulich, dass wir heute im Stande sind, dieselbe in ganz bestimmter Weise zu beantworten. Nachdem SAUSSURE durch seine bezüglichen Untersuchungen zu dem Resultat gelangt war, dass der freie Stickstoff der Luft nicht von den Pflanzen verarbeitet werden könne, stellte weiterhin vor allen Dingen BOUSSINGAULT[1]) sehr gründliche Forschungen über den nämlichen Gegenstand an. Die mit peinlichster Sorgfalt von BOUSSINGAULT durchgeführten Versuche haben ebenfalls zu dem Resultate geführt, dass der freie Stickstoff der Atmosphäre nicht zur Erzeugung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen in der Pflanze Verwendung findet.

Bei der Ausführung der Versuche entwickelten sich die Pflanzen, mit denen BOUSSINGAULT experimentirte, in ausgeglühtem Bimsstein, der mit Asche gemengt und mit destillirtem Wasser befeuchtet wurde. Die Pflanzen befanden sich stets mit einer Luft in Berührung, welche keine Stickstoffverbindungen enthielt, und ein Vergleich des Stickstoffgehalts der ausgelegten Samen mit demjenigen der geernteten Pflanzen nach Abschluss der Versuche, musste demnach Aufschluss über die Frage nach der Verwerthbarkeit des freien atmosphärischen Stickstoffs seitens der Gewächse geben. Ich gehe hier nicht spezieller auf die von BOUSSINGAULT bei der Ausführung seiner Untersuchungen in Anwendung gebrachte Methode ein, sondern theile sogleich einige Ergebnisse der Beobachtungen mit.

Versuchspflanze.	Dauer der Versuche.	Gewicht der Aussaat in Grm.	Gewicht der Ernte in Grm.	Stickstoff der Aussaat in Grm.	Stickstoff der Ernte in Grm.	Stickstoffgewinn oder Verlust in Grm.
Zwergbohne . .	2 Monate	0,780	1,870	0,0349	0,0340	— 0,0009
Hafer	2½ „	0,139	0,440	0,0031	0,0030	— 0,0001
Weisse Lupine .	6 Wochen	0,825	1,820	0,0480	0,0483	+ 0,0003

Die Differenzen zwischen dem Stickstoffgehalt der Aussaat und der Ernte sind so unbedeutend, dass der Ursprung derselben unzweifelhaft auf kleine Beobachtungsfehler zurückgeführt werden muss, und dass es entschieden als berechtigt erscheint, den freien Stickstoff der Atmosphäre auf Grund der Resultate der mitgetheilten sowie anderweitiger Experimente BOUSSINGAULT's als einen Körper anzusehen, der in den Pflanzenzellen nicht zur Bildung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen dienen kann.

Die von BOUSSINGAULT über das Verhalten des freien Stickstoffs in den Gewächsen ausgesprochenen Ansichten wurden aber keineswegs allgemein als richtig anerkannt. Namentlich hat VILLE[2]) versucht, auf experimentellem Wege den Nachweis zu liefern, dass der freie Stickstoff in den Pflanzenzellen zur Bildung von organischen Stickstoffverbindungen Verwendung finden könne, aber diese Anschauung hat sich mehr und mehr als eine unhaltbare erwiesen. Vor allen Dingen haben die ausgedehnten Arbeiten von LAWES, GILBERT und PUGH wesentlich dazu beigetragen, die Resultate der Untersuchungen BOUSSINGAULTS zu Ehren zu bringen, und heute besteht unter den vorurtheilsfreien Pflanzenphysiologen kein Zweifel mehr darüber, dass der freie atmosphärische Stickstoff nicht direkt für die Zwecke der Ernährung der Pflanzen Verwendung findet. Dieses Ergebniss hat nachgewiesenermaassen nicht nur Gültigkeit für die höheren Gewächse, sondern ebenso für die niederen, z. B. die Hefepilze und andere.

b) Die Salpetersäure. Die Salpetersäure kann in Verbindung mit Basen

[1]) Vergl. BOUSSINGAULT, Compt. rend. T. 39. pag. 601.

[2]) Vergl. VILLE, Compt. rend., T. 35, 38 und 41.

(zumal Kalk, Natron, Kali) von den Pflanzenwurzeln leicht aufgenommen werden, und der experimentellen Behandlung der Frage, ob die Salpetersäure in den Pflanzenzellen zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung findet, stellen sich auch keine besonderen Schwierigkeiten in den Weg. Man braucht die Untersuchungsobjecte nur in einem ausgeglühten Bodenmaterial oder in einer Nährstofflösung zu cultiviren, welche hinreichende Quantitäten der erforderlichen Pflanzennährstoffe (den Stickstoff in Form von Salpetersäure) enthalten, und die Vegetation der Pflanzen genauer ins Auge zu fassen. Vergleicht man die Gewächse, die sich unter den bezeichneten Verhältnissen entwickelt haben, mit solchen, welche bei völligem Ausschluss eines geeigneten stickstoffhaltigen Nahrungsmittels, sonst aber unter normalen Vegetationsbedingungen, cultivirt worden sind, so zeigt sich, dass diese letzteren Pflanzen eine höchst kümmerliche Ausbildung und kaum eine Zunahme ihres Stickstoffgehalts erfahren, während jene ersteren kräftig gedeihend, reichliche Proteïnstoffmengen bilden.[1] Zahlreiche Beobachtungen haben übereinstimmend zu dem Ergebnisse geführt, dass viele höhere Gewächse die Salpetersäure als Nahrungsmittel verwerthen können, und dass dieselben durchaus normal zur Entwicklung gelangen, wenn ihnen die Gesammtmenge des erforderlichen Stickstoffs in Form von Salpetersäure dargeboten wird.

c) Das Ammoniak. Die Behandlung der Frage nach der Bedeutung des Ammoniaks als Pflanzennahrungsmittel stellen sich nicht unerhebliche Schwierigkeiten in den Weg, und ich bin sogar der Ansicht, dass diese Frage heute noch keineswegs absolut sicher beantwortet ist. Wenn man den Gewächsen, die sich, in einem Bodenmaterial wurzelnd, unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen befinden, den Stickstoff in Form von Ammoniak darbietet, so liegt immer, wie weiter unten noch specieller gezeigt werden soll, die Möglichkeit vor, dass das Ammoniak im Boden durch Oxydationsprozesse in Salpetersäure übergeführt wird, und dass diese erst die Pflanzen mit Stickstoff versorgt. Daher sind alle jene Versuche, welche zur Entscheidung der hier in Rede stehenden Frage angestellt wurden, und bei deren Ausführung sich die Pflanzen im Boden wurzelnd entwickelten, nach meiner Ueberzeugung nicht durchaus beweiskräftig. Beachtenswerther scheinen dagegen die Resultate der Versuche von G. Kühn und Hampe[2]) zu sein, denn die Untersuchungsobjecte dieser Beobachter wurzelten nicht in einem Bodenmaterial, sondern sie nahmen den Nährstoff (Stickstoff in Form von Ammoniak) aus wässeriger Lösung auf. Aber selbst die Ergebnisse dieser Versuche beweisen nicht zwingend, dass das Ammoniak, ohne vorher in Salpetersäure übergeführt worden zu sein, von der Pflanze als Nahrungsmittel verwerthet worden ist. Wenn die ein Ammoniaksalz enthaltende Nährstofflösung in den vegetabilischen Organismus eindringt oder sich in demselben verbreitet, so machen sich, wie im zweiten Abschnitt genauer gezeigt werden soll, Imbibitionsvorgänge geltend. Die Möglichkeit der Salpetersäurebildung ist dabei keineswegs ausgeschlossen, und es fragt sich, ob das den Pflanzenzellen zur Disposition stehende stickstoffreiche Nahrungsmittel nicht erst in dem Maasse, wie die Salpetersäurebildung zu Stande kommt, für die Zwecke der Proteïnstofferzeugung Verwendung findet.

Bei alledem liegt eigentlich kein Grund zu der Annahme vor, dass das

---

[1]) Solche Versuche, wie wir sie hier im Sinne haben, sind von Boussingault, Knop (vergl. Kreislauf des Stoffs, Bd. 1, pag. 613), Stohmann und Anderen durchgeführt worden.

[2]) Vergl. G. Kühn und Hampe, Versuchsstationen. 1867. pag. 157 und 167.

Ammoniak niemals direkt zur Entstehung von Eiweissstoffen in der Pflanze verwerthet werde. Vielmehr ist es sehr wahrscheinlich, dass das Ammoniak, wie die Salpetersäure, direkt mit stickstofffreien organischen Stoffen in den Pflanzenzellen in Wechselwirkung geräth, und zur Bildung von Eiweisskörpern Veranlassung giebt. Dies hat unzweifelhaft nicht nur für die niederen Pflanzen, sondern ebenso für die höheren Gewächse Gültigkeit. Diese letzteren sind einerseits im Stande, Ammoniaksalze aus dem Boden aufzunehmen, andererseits kommt ihren oberirdischen Theilen nach den Untersuchungen von SACHS[1]) und A. MAYER[2]) die Fähigkeit zu, Ammoniak, welches sich in der Atmosphäre vorfindet, zu absorbiren und für die Zwecke der Proteinstoffbildung zu verwerthen.

d) Stickstoffhaltige organische Verbindungen. Die vorstehenden Auseinandersetzungen haben zu dem Ergebnisse geführt, dass der freie atmosphärische Stickstoff nicht als solcher für die Bildung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen in der Pflanzenzelle Verwendung finden kann. Dagegen ist die Salpetersäure unzweifelhaft als ein sehr wichtiges Pflanzennahrungsmittel anzusehen. Dasselbe gilt für das Ammoniak, und höchst wahrscheinlich kann dieser Körper unmittelbar als solcher im vegetabilischen Organismus verarbeitet werden. Es ist leicht begreiflich, dass man bei dem Studium des Ernährungsprozesses der Pflanzen noch ferner die Frage ins Auge fasste, ob bestimmten stickstoffhaltigen organischen Verbindungen die Fähigkeit zukomme, die Gewächse mit Stickstoff zu versorgen, und zwar verfuhr man bei der Ausführung der bezüglichen Experimente im Allgemeinen derartig, dass man die Untersuchungsobjecte mit Hülfe der Methode der Wassercultur erzog. Die Nährstofflösungen, mit denen sich die Wurzeln in Berührung befanden, enthielten dabei neben Mineralstoffen lediglich stickstoffhaltige organische Körper.

CAMERON[3]) sowie HAMPE[4]) geben an, dass der Harnstoff von den höheren Pflanzen als Nahrungsmittel verwerthet werden könne. Der letztere Forscher hat die Gegenwart des Harnstoffs während der Versuche in seinen Untersuchungsobjecten (Gersten- und Maispflanzen) nachweisen können. Harnsäure, Hippursäure sowie Guanin beförderten die Entwicklung der Pflanzen weniger als Harnstoff. Auch Leucin, Tyrosin und Glycocoll werden nach KNOP und W. WOLF[5]) von Roggenpflanzen aufgenommen und können im Organismus derselben als Nahrungsmittel fungiren. Andere organische Körper (z. B. Coffeïn, Chinin, Morphin etc.) sind dagegen nach den zuletzt genannten Forschern dazu nicht im Stande.

Man könnte daran denken, dass gewisse stickstoffhaltige organische Stoffe nur in dem Maasse in den Pflanzenzellen zur Verarbeitung gelangen, wie sie Zersetzungen erfahren, so dass erst die entstehenden Zersetzungsprodukte (zumal das Ammoniak) zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden. Aber es liegt wenigstens für manche Fälle kein Grund zu einer derartigen Annahme vor. Vielmehr ist es z. B. für Leucin sowie Tyrosin so gut wie gewiss, dass diese Körper unmittelbar in den Pflanzen verarbeitet werden, und ich möchte mich hier auf die im dritten Abschnitt eingehender zu begründende Thatsache

---

[1]) Vergl. SACHS, Chemischer Ackersmann. 1860. pag. 159.
[2]) Vergl. A. MAYER, Versuchsstationen. Bd. 17.
[3]) Vergl. CAMERON, Versuchsstationen. Bd. 8. pag. 235.
[4]) Vergl. HAMPE, Versuchsstationen. Bd. 7, 8 und 9.
[5]) Vergl. KNOP, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 618.

stützen, dass die stickstoffhaltigen Körper des lebensthätigen Plasma fortdauernd unter anderem Säureamide sowie Amidosäuren als Zersetzungsprodukte liefern, die aber unter Beihülfe von stickstofffreien organischen Stoffen aufs Neue zur Regeneration von Proteinstoffen Verwendung finden können.

e) Die für die Ernährung der Pflanzen geeignetsten Stickstoffverbindungen. Es ist nicht genug zu betonen, dass den verschiedenen stickstoffhaltigen Verbindungen, welche überhaupt in Pflanzenzellen zur Proteïnstoffbildung dienen können, keineswegs in allen Fällen dieselbe Bedeutung für das Zustandekommen des in Rede stehenden Prozesses beigemessen werden darf. Die Salpetersäure ist für die höheren chlorophyllhaltigen Gewächse gewiss im Allgemeinen als die geeignetste Verbindung anzusehen, in welcher der Stickstoff denselben dargeboten werden kann. Aber dennoch ist schon hier zu betonen, dass nach LEHMANN[1]) die Maispflanzen während der ersten Stadien ihrer Entwicklung besser gedeihen, wenn ihnen Ammoniaksalze (schwefelsaures Ammoniak) dargeboten werden, als dann, wenn sie salpetersaure Salze empfangen. Bei weiterer Entwicklung der Maispflanzen sollen sich die Verhältnisse umkehren; die Salpetersäure erweist sich dann als eine geeignetere Stickstoffquelle als das Ammoniak. Buchweizenpflanzen gehen zu Grunde, wenn ihnen der Stickstoff allein in Form von Ammoniaksalzen dargeboten wird. Welche Körper als die geeignetsten stickstoffhaltigen Nahrungsmittel der phanerogamen Saprophyten und Parasiten anzusehen sind, ist noch nicht sicher festgestellt. Dagegen liegen mit Bezug auf Stickstoffversorgung niederer chlorophyllfreier Organismen, zumal der Hefepilze, beachtenswerthe Angaben vor.[2]) Es hat sich ergeben, dass Proteïnstoffe die Hefezellen in dem Maasse wie sie diffusionsfähig sind, mit Stickstoff versorgen können. Besonders geeignet haben sich aber Peptone als Nahrungsmittel der Hefezellen erwiesen, und auch anderweitige stickstoffreiche organische Körper (Allantoïn, Harnstoff etc.) ermöglichen die Entwicklung derselben. Sehr beachtenswerth ist endlich die Thatsache, dass sich die Hefe in einer Flüssigkeit, die neben Zucker und Mineralstoffen allein Ammoniaksalze enthält, normal auszubilden vermag, während die Salpetersäure, also diejenige Verbindung, welche für die höheren pflanzlichen Organismen als stickstoffhaltiges Nahrungsmittel in erster Linie in Betracht kommt, nicht im Stande ist, den genannten Pilz mit Stickstoff zu versorgen.

§ 10. Die stickstoffhaltigen Pflanzennahrungsmittel in der Natur. — Im Vorstehenden konnte es sich zunächst nur darum handeln, zu untersuchen, welche Verbindungen überhaupt befähigt sind, den Pflanzen als stickstoffhaltige Nahrungsmittel zu dienen. Eine ganz andere Frage ist diejenige nach den stickstoffhaltigen Substanzen, welche den vegetabilischen Organismen in der Natur als Nahrungsmittel zur Disposition stehen. Wir berühren damit einen Gegenstand der Pflanzenphysiologie, für dessen Verständniss es absolut nothwendig ist, sich mit gewissen Lehren der Bodenkunde vertraut gemacht zu haben, wie denn überhaupt nicht genug betont werden kann, dass die Bodenkunde als eine der wesentlichsten Hülfswissenschaften der Pflanzenphysiologie anzusehen ist, eine Wahrheit, die selbst heute oft nicht in genügender Weise gewürdigt wird.

Wir haben gesehen, dass die Pflanzen gewisse anorganische sowie organische

---

[1]) Vergl. LEHMANN, Zeitschrift des landwirthschaftl. Vereins in Bayern. 1874. pag. 451.
[2]) Vergl. die Zusammenstellungen von A. MAYER, Gährungschemie. 1874. pag. 113.

stickstoffhaltige Verbindungen als Nahrungsmittel verwerthen können. Ursprünglich ist die Gesammtmenge des Stickstoffs jener Verbindungen unzweifelhaft in ungebundener Form, d. h. als freier Stickstoff, in der Atmosphäre vorhanden gewesen. Es fragt sich daher, welche Prozesse den freien Stickstoff in der Natur in chemische Verbindung mit anderweitigen Elementen bringen können.[1]) Wenn sich, wie es thatsächlich der Fall, kleine Wasserstoffmengen in der Luft vorfinden, so können sich diese unter Vermittelung des elektrischen Funkens (Blitz) mit Stickstoff zu Ammoniak vereinigen. SCHÖNBEIN[2]) hat ferner bekanntlich angegeben, dass sich häufig, z. B. schon bei der Verdunstung des Wassers, salpetrigsaures Ammoniak bilde. Diese Angabe ist, wie von CARIUS[3]) nachgewiesen worden, unrichtig; überhaupt hat der zuletzt genannte Forscher gezeigt, dass als durch Thatsachen nachgewiesene Entstehungsweisen von salpetriger Säure und Salpetersäure in der Luft nur die folgenden anzusehen sind:

a) Aus freiem Stickstoff.
 1. Durch elektrische Entladung in Luft;
 2. Durch Oxydation verschiedener Körper an der Luft.

b) Oxydation von Ammoniak.
 1. Durch elektrische Entladung;
 2. Durch Ozon.

Man hat häufig behauptet, dass der freie Stickstoff auch im Stande sei, sich unter geeigneten Umständen mit organischen stickstofffreien Körpern zu verbinden;[4]) für mich ist es aber noch fraglich, ob wirklich auf einem derartigen Wege stickstoffhaltige organische Substanzen entstehen können.

Die relativ geringen Mengen von Ammoniak (kohlensaures Ammoniak), salpetriger Säure sowie Salpetersäure (in Verbindung mit Ammoniak), welche sich in der Luft vorfinden, werden unter Vermittelung der atmosphärischen Niederschläge dem Boden zugeführt. Diese Körper, sowie auch die stickstoffhaltigen organischen und anorganischen Verbindungen, welche in Folge der Fäulniss thierischer und pflanzlicher Reste im Boden entstehen, können von den Pflanzen als Nahrungsmittel verwerthet werden. Aber man würde fehlgehen, wollte man annehmen, dass den Stickstoffoxyden, dem Ammoniak, sowie den stickstoffhaltigen organischen Stoffen sämmtlich in der Natur die nämliche Bedeutung als stickstoffhaltige Nahrungsmittel der Pflanzen zukäme. Einer solchen Annahme gegenüber liessen sich schon unter Berücksichtigung des im vorigen Paragraphen Gesagten schwerwiegende Bedenken äussern, aber vor allen Dingen verdient an dieser Stelle der Umstand Erwähnung, dass die stickstoffhaltigen Verbindungen im Boden unter Vermittlung verschiedenartiger Prozesse mehr und mehr zur Bildung von Salpetersäure Veranlassung geben. Namentlich ist sehr beachtenswerth, dass das dem Boden aus der Luft zugeführte Ammoniak und ebenso dasjenige, welches im Boden selbst in Folge von Fäulnissprozessen entstanden ist, sehr leicht in Salpetersäure übergeht.[5]) Zwar mögen die Pflanzen der Luft mit Hülfe

[1]) Vergl. die Zusammenstellung in meinem Lehrbuch d. Bodenkunde. 1876. pag. 477.

[2]) Vergl. SCHÖNBEIN, Annl. d. Chem. u. Pharm. Bd. 124. pag. 1.

[3]) Vergl. CARIUS, Annl. d. Chem. u. Pharm. Bd. 174. pag. 1.

[4]) So entstehen nach BERTHELOT (vergl. Comptes rendus, Bd. 83, pag. 677) amidartige Verbindungen, wenn Zellstoff oder Dextrin mit Luft unter dem Einfluss elektrischer Spannungen in Wechselwirkung gerathen.

[5]) Ueber die Entstehung von Salpetersäure im Boden habe ich mich, namentlich unter Berücksichtigung der bezüglichen Arbeiten KNOP's, eingehend in meiner Bodenkunde ausgesprochen.

ihrer oberirdischen Organe geringe Ammoniakmengen entziehen; sie mögen auch kleine Mengen von Ammoniak oder stickstoffreichen organischen Verbindungen aus dem Boden aufnehmen. Die Salpetersäure, welche mit Basen in der Bodenflüssigkeit leicht lösliche Salze bildet, muss dennoch als das wichtigste stickstoffhaltige Nahrungsmittel der sich in der freien Natur entwickelnden höheren Gewächse angesehen werden.

Für die lebende Generation wildwachsender Pflanzen besitzen zunächst die im Boden in Folge des Fäulnissprozesses auf Kosten der stickstoffhaltigen Bestandtheile früherer Pflanzengenerationen entstandenen Stickstoffverbindungen Bedeutung. Zwar kann der Fäulnissprozess zu einer Entbindung freien Stickstoffs führen,[1]) aber der auf diese Weise entstehende Verlust von Stickstoffverbindungen wird dadurch wieder ausgeglichen, dass in der Natur Prozesse zur Geltung kommen, die eine Ueberführung des freien atmosphärischen Stickstoffs in gebundene Form bewerkstelligen.[2])

Drittes Kapitel.

Die Aschenbestandtheile der Pflanzen.

§ 11. Der Aschengehalt der Gewächse und die Zusammensetzung der Pflanzenaschen. Wenn man irgend welche Pflanzen oder Pflanzentheile (einzellige Gewächse, höhere Pflanzen, oder Wurzeln, Blätter, Blüthen, Samen etc.) verbrennt, so werden die organischen Stoffe derselben zerstört, aber es bleibt stets ein unverbrennlicher Rückstand, die Asche der Pflanzen oder Pflanzentheile, übrig. In dieser auf die angedeutete Weise gewonnenen Rohasche sind neben verschiedenen unwesentlichen Körpern (Staubtheilchen, die den Pflanzentheilen vor der Verbrennung vielleicht noch anhafteten und nicht von denselben getrennt werden konnten, Kohlenpartikelchen und Kohlensäure, welche sich in Folge der Einäscherung bildete) verschiedene für uns wichtige Basen und Säuren vorhanden. Subtrahirt man die Quantität jener unwesentlichen Bestandtheile von der Menge der erhaltenen Rohasche, so erlangt man Aufschluss über die Quantität der vorhandenen Reinasche. Ich will hier übrigens gleich bemerken, dass die Verbindungsformen, in denen die einzelnen Aschenbestandtheile in den Pflanzenaschen selbst auftreten, durchaus nicht immer dieselben sind, in denen man den einzelnen hier in Betracht kommenden Elementen oder chemischen Verbindungen im vegetabilischen Organismus begegnet. So findet sich die Hauptmasse des Schwefels z. B. in den Pflanzen in den Proteïnstoffen vor, während der Schwefel in den Aschen in Form von Schwefelsäure auftritt. Das Kali ist in den Pflanzenzellen häufig an Pflanzensäuren gebunden; die Pflanzenaschen enthalten oft reichliche Mengen kohlensauren Kalis.[3])

---

[1]) Ueber die Freiwerdung von Stickstoff bei der Fäulniss vergl. E. Wolff (naturgesetzliche Grundlagen d. Ackerbaues 1856, pag. 597) und König (landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 2, pag. 107).

[2]) Während die wildwachsenden Pflanzen ohne künstliche Stickstoffzufuhr normal gedeihen können und müssen, ist es beim Anbau der meisten Culturpflanzen nothwendig, dem Boden grössere oder geringere Quantitäten stickstoffreicher Düngemittel zuzuführen. Durch die Ernten wird dem Boden ja die Hauptmasse der producirten Pflanzensubstanz entzogen, und nachgewiesenermaassen reichen die stickstoffhaltigen Bestandtheile der meteorischen Niederschläge nicht aus, um die Vegetation mit hinreichenden Stickstoffquantitäten zu versorgen.

[3]) Vergl. übrigens meine vergl. Physiologie d. Keimungsprozesses d. Samen. 1880. pag. 89

Für unsere weiteren Erörterungen dürfte es nicht ohne Interesse sein, zunächst einige Angaben über den Aschengehalt verschiedener Pflanzentheile sowie über die Zusammensetzung einiger Pflanzenaschen selbst mitzutheilen.[1] Die folgenden Zahlen, welche Mittelwerthe repräsentiren, beziehen sich auf die Zusammensetzung von je 1000 Gewichtstheilen lufttrockener oder frischer Pflanzensubstanz.

	H_2O.	Asche.	K_2O.	Na_2O.	MgO.	CaO.	P_2O_5.	SO_3.	SiO_2.	Cl.	S.
Kartoffelknolle . . .	750	9,4	5,6	0,1	0,4	0,2	1,8	0,6	0,2	0,3	0,2
Runkelrübenwurzel .	816	8,0	4,0	0,8	0,7	0,5	1,1	0,4	0,3	0,2	
Cichorienwurzel . .	800	10,4	4,2	0,8	0,7	0,9	1,5	1,0	0,6	0,4	
Kartoffelblätter . . .	770	11,8	0,7	0,1	2,7	5,5	0,6	0,6	0,5	0,4	0,5
Weisskraut	885	12,4	6,0	0,5	0,4	1,9	2,0	1,1	0,1	0,3	0,5
Winterweizenstroh . .	141	42,6	4,9	1,2	1,1	2,6	2,3	1,2	28,2		1,6
Winterroggenstroh .	154	40,7	7,6	1,3	1,3	3,1	1,9	0,8	23,7		0,9
Haferstroh	141	44,0	9,7	2,3	1,8	3,6	1,8	1,5	21,2		1,7
Erbsenstroh	143	49,2	10,7	2,6	3,8	18,6	3,8	2,8	2,8	3,0	0,7
Weizenfrüchte . .	143	17,7	5,5	0,6	2,2	0,6	8,2	0,4	0,3		1,5
Roggenfrüchte . . .	149	17,3	5,4	0,3	1,9	0,5	8,2	0,4	0,3		1,7
Haferfrüchte . . .	140	26,4	4,2	1,0	1,8	1,0	5,5	0,4	12,3		1,7
Rapssamen	120	37,3	8,8	0,4	4,6	5,2	16,4	1,3	0,4	0,1	8,2
Leinsamen	118	32,2	10,4	0,6	4,2	2,7	13,0	0,4	0,4	—	1,7
Lupinesamen . . .	138	34,0	11,4	6,0	2,1	2,7	8,7	2,3	0,3	0,6	
Birkenholz	150	2,6	0,3	0,2	0,2	1,5	0,2	—	0,1	—	
Nussbaumholz . . .	150	25,5	3,9	—	2,0	14,2	3,1	0,8	0,7	0,1	
Kiefernholz	150	2,6	0,3	0,1	0,2	1,3	0,2	0,1	0,4	—	

Es liegt mir durchaus fern, die Resultate, zu denen man bei dem Studium der Zusammensetzung der Pflanzenaschen gelangt ist, einer eingehendere Discussion zu unterziehen. Ich möchte hier allein auf einige allgemeine Gesichtspunkte hinweisen und hebe zunächst hervor, dass die Früchte sowie Samen im Allgemeinen weniger Asche als das Stroh (Stengel- und Blattgebilde) der nämlichen Pflanze enthalten. Die Asche der Früchte und Samen ist relativ reich an Phosphorsäure und Magnesia; ebenso enthält sie oft ziemlich viel Kali. Die Strohasche zeichnet sich dagegen durch einen hohen Kalk- und Kieselsäuregehalt aus. Die Asche der Knollen und Wurzeln ist reich an Kali; die Holzasche enthalt namentlich erhebliche Kalkmengen.

Die genannten Stoffe (Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Phosphor, Schwefel, Silicium, Chlor) und das Eisen kommen gemeinschaftlich fast in allen Pflanzenaschen vor. Andere Elemente werden seltener, obgleich noch immer in nicht unerheblicher Quantität und einer gewissen Allgemeinheit, in den Pflanzenaschen angetroffen. Das Jod findet sich in manchen Seetangen sowie Strandpflanzen in beträchtlichen Mengen vor. Ebenso hat man die Gegenwart des Fluors in manchen Pflanzenaschen nachgewiesen. Aluminiumreich sind namentlich die Aschen von Lycopodiaceen. Dem Mangan begegnet man sehr oft, aber nur in geringen Mengen, in den Pflanzenaschen. Das Zink kommt in der Asche weniger Pflanzen in auffallend grosser Menge vor, und es ist sehr merkwürdig,

[1]) Vergl. E. WOLFF, Die mittlere Zusammensetzung der Aschen etc., 1865 und Aschenanalysen etc., 1871.

dass Gewächse (*Viola tricolor* und *Thlaspi alpestre*), wenn sie auf zinkreichem Boden wachsen, eine eigenthümliche Habitusänderung erfahren.[1])

Verschiedene Elemente werden nur in äusserst geringen Mengen in den Aschen der Gewächse angetroffen; sie besitzen zum Theil aber eine grosse Verbreitung. Ich nenne hier die folgenden Stoffe: Brom, Bor, Arsen, Lithium, Rubidium, Strontium, Barium. Titan.

§ 12. Die Bedeutung der Aschenbestandtheile im Allgemeinen. Es darf uns nicht wundern, dass man vor etwa 100 Jahren noch nicht einmal darüber orientirt war, in welcher Weise die Aschenbestandtheile der Pflanzen in den Organismus gelangen. WALLERIUS meinte, dass das von den Gewächsen aufgenommene Wasser unter Vermittelung vitaler Kräfte zum Theil in Aschenbestandtheile übergeführt werde, und DU HAMEL hat in seiner bekannten »Physique des arbres« ähnliche Anschauungen ausgesprochen. Von grossem historischen Interesse ist die Thatsache, dass die Akademie der Wissenschaften in Berlin selbst noch im Jahre 1800 die Frage stellen konnte, ob die Pflanzen die Aschenbestandtheile von aussen aufnehmen oder in ihrem Organismus durch vitale Kräfte erzeugen. SCHRADER, der sich zur Beantwortung dieser Frage anschickte, cultivirte Pflanzen in einem vermeintlich aschenfreien Bodenmaterial, und da er in den geernteten Untersuchungsobjecten grössere Mengen unverbrennlicher Stoffe als in den ruhenden Samen vorfand, so schloss er, dass dem vegetabilischen Organismus in der That die Fähigkeit zukomme, Aschenbestandtheile durch vitale Kräfte zu erzeugen.[2]) JABLCNSKI, DAVY und Andere suchten die Unhaltbarkeit der Ansichten SCHRADER's darzuthun, aber der Nachweis, dass die Pflanzen nicht im Stande sind, Aschenbestandtheile durch vitale Kräfte zu erzeugen, ist merkwürdigerweise von WIEGMANN und POLSTORFF[3]) erst im Jahre 1842 in aller Schärfe beigebracht worden.

Nachdem die Thatsache feststand, dass die Pflanzen die Aschenbestandtheile von aussen aufnehmen und keineswegs unter Vermittelung vitaler Kräfte in ihrem Organismus erzeugen, handelte es sich weiter um die Frage, ob jene unverbrennlichen Körper als wesentliche, unentbehrliche Pflanzennährstoffe oder nur als zufällige Bestandtheile der pflanzlichen Organismen zu betrachten seien. SAUSSURE trat schon mit grosser Bestimmtheit für die erstere Ansicht ein; ebenso wurde dieselbe von SPRENGEL vertheidigt. Vor allen Dingen vertheidigte aber LIEBIG in seinem 1840 in erster Auflage erschienenen Buche: Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, sowie in vielen anderen Schriften die Ansicht von der Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Ernährung der Gewächse. Man mag sagen, dass LIEBIG's gesammte Beweisführung mehr oder weniger einen deductiven Charakter führt; man mag jenem Forscher den Vorwurf machen, dass er gerade bei der Behandlung der uns hier speciell interessirenden Frage das Experiment zu wenig zur Begründung seiner Anschauungen heranzog; immer bleibt es LIEBIG's unbestreitbares Verdienst, das Problem nach der Bedeutung der Mineralstoffe für die Pflanzen zuerst mit der nothwendigen Schärfe ins Auge gefasst und dasselbe wesentlich in richtiger Weise gelöst zu haben. LIEBIG's epochemachende Schriften veranlassten viele Forscher,

[1]) Vergl. SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 153.

[2]) Vergl. über das Gesagte und das Folgende die ausführlichen historischen Darstellungen in meiner Inaugural-Dissertation, Leipzig, 1871.

[3]) Vergl. WIEGMANN und POLSTORFF, Die Bedeutung der anorganischen Bestandtheile der Pflanzen. 1842. pag. 36.

sich mit dem Studium des Mineralstoffbedarfs der Pflanzen zu beschäftigen, und allmählich drang die Ueberzeugung mehr und mehr durch, dass die Aschenbestandtheile der Gewächse, obgleich sie nur einen relativ kleinen Theil vom Gewicht der Trockensubstanz der Pflanzen ausmachen, dennoch als wesentliche Bestandtheile des pflanzlichen Organismus agesehen werden müssen.[1][2]

Man begnügte sich aber nicht damit, die Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Entwicklung der Pflanzen ganz im Allgemeinen erkannt zu haben. Vielmehr legte man sich jetzt naturgemäss die Frage nach der Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit der einzelnen Aschenbestandtheile für die Gewächse vor. Die Aschenanalysen ergaben, dass bestimmte Stoffe in besonders grossen Mengen, andere aber nur in kleinen Quantitäten in den Pflanzen angetroffen werden, während wieder andere gänzlich fehlen. Was Wunder, dass man zunächst auf den Gedanken kam, die Resultate der Aschenanalysen für die Beantwortung der Frage nach der Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Vegetation zu benutzen. Aber es liegt von vornherein die Möglichkeit vor, dass bestimmte Stoffe, die keine Bedeutung für die Pflanzen besitzen, dennoch zufällig, gemeinsam mit anderen unter Vermittelung der Wurzeln in den Organismus gelangen. Und in der That ist dem so. Das Natrium z. B. gehört, wie später gezeigt werden soll, zu den entbehrlichen Aschenbestandtheilen. Dennoch kommt jenes Element sehr allgemein in den Pflanzenaschen vor. Andere Körper zeigen ähnliche Verhältnisse.

Später kam man auf den Gedanken, die Wurzeln der Pflanzen, also diejenigen Organe derselben, welche die Mineralstoffaufnahme zu besorgen haben, in Medien zur Entwicklung zu bringen, die der Hauptsache nach aus einem indifferenten Material bestehen, dem man aber verschiedene Mineralstoffe beimischen konnte. Als indifferentes Material benutzt man entweder, wie namentlich HELLRIEGEL dies zumal gethan hat, mit Säuren behandelten, ausgewaschenen und ausgeglühten Sand; insbesondere hat aber die weitere Verfolgung jener angedeuteten Bestrebungen zur Entwicklung der Methode der Wassercultur geführt.[3] Ich kann hier nicht specieller auf die Vorsichtsmaassregeln, welche man bei der Cultur von Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur in Anwendung zu bringen hat, eingehen. Im Allgemeinen verfährt man bei der Ausführung der Untersuchungen heute derartig, dass man die Samen der Untersuchungsobjecte keimen lässt, und die Wurzeln der Keimpflanzen mit einer Nährstofflösung, die auf 1 Liter Wasser z. B. 1 Grm. salpetersauren Kalk, 1/4 Grm. phosphorsaures Kali, 1/4 Grm. salpetersaures Kali, 1/4 Grm. krystallisirtes Bittersalz, 1/4 Grm. Chlorkalium und wenig phosphorsaures Eisenoxyd enthalten kann, in Berührung bringt. Die Capacität der Gefässe, welche die Nährstofflösung enthalten, braucht 1000 oder 1500 Cc. nicht zu überschreiten. Vielfältige Versuche mit Hafer-, Gersten-, Mais- sowie Buchweizenpflanzen und manchen anderen Gewächsen

---

[1]) Man vergl. z. B. SALM-HORSTMAR, Versuche und Resultate über die Nahrungsmittel der Pflanzen, 1856, und Journal für prakt. Chemie, Bd. 46, pag. 193.

[2]) Auch niedere Pflanzen, z. B. Gährungspilze etc., können nachgewiesenermaassen nicht ohne die Gegenwart von Mineralstoffen gedeihen.

[3]) Um die Ausbildung der Methode der Wasserkultur haben sich namentlich SACHS (vergl. Handbuch der Experimentalphysiologie, pag. 124) und KNOP (vergl. Kreislauf des Stoffs, Bd. 1. pag. 836) Verdienste erworben. Weitere bezügliche Untersuchungen sind von SACHS, KNOP, STOHMANN, NOBBE und Anderen namentlich in den verschiedenen Jahrgängen der Versuchsstationen mitgetheilt.

haben ergeben, dass es gelingt, die Untersuchungsobjecte bei völligem Ausschluss organischer Stoffe zu überaus üppiger Entwicklung zu bringen und viele reife Samen zu ernten.

Bei Benutzung der Lösung von der erwähnten Zusammensetzung entwickeln sich die Pflanzen also ganz normal. Bietet man nun aber einigen Exemplaren der Untersuchungsobjecte nicht die complete Nährstofflösung, sondern eine solche dar, in der vielleicht nur eines derjenigen Elemente, die in der ersteren vorhanden sind, fehlt, und zeigt sich jetzt, dass die Pflanzen nur eine kümmerliche Entwicklung erfahren, so muss der Schluss gezogen werden, dass jener fehlende Körper einen unentbehrlichen Pflanzennährstoff repräsentirt. Das Princip der Methode, welche bei der Ausführung der Untersuchungen über die Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit einzelner Aschenbestandtheile in Anwendung gebracht wird, ist demnach ein sehr einfaches, und wir wollen im Folgenden die Ergebnisse der mit Hülfe jener Methode durchgeführten Beobachtungen näher ins Auge fassen. Ueberdies wird aber auch die Frage nach der physiologischen Function der einzelnen Aschenbestandtheile im vegetabilischen Organismus unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

§ 13. Die Bedeutung der einzelnen Aschenbestandtheile. Die Zahlen, welche wir über die Zusammensetzung der Aschen einiger Pflanzen mitgetheilt haben, lassen erkennen, dass Schwefel, Phosphor, Silicium, Chlor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen als sehr verbreitete Aschenbestandtheile anzusehen sind, und wir wollen die Frage nach der Bedeutung dieser Elemente für die höheren Gewächse zunächst ins Auge fassen.

1. Der Schwefel. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Pflanzen sich bei Ausschluss des Schwefels höchst kümmerlich entwickeln und bald zu Grunde gehen. Die Gewächse können schwefelsaures Ammoniak, schwefelsaures Kali, schwefelsaures Natron, schwefelsaure Magnesia, schwefelsauren Kalk von aussen aufnehmen, und in der That ist ja bekannt, dass bestimmte Schwefelsäuremengen im vegetabilischen Organismus nachgewiesen werden können.[1]) Von besonderem Interesse ist aber die Thatsache, dass der Schwefel als ein wesentlicher Bestandtheil der Proteïnstoffe anzusehen ist, und dieser Umstand wirft auf die hauptsächlichste physiologische Function des Schwefels im Organismus ein helles Licht. Ohne die Gegenwart des Schwefels können sich die Plasmamassen in den Zellen nicht normal ausbilden, bei Abwesenheit jenes Elements ist daher keine Entwicklung der Gewächse denkbar.

Die in den Organismus eingeführten schwefelsauren Salze erfahren in demselben unter Vermittelung von Pflanzensäuren eine Zersetzung. Die frei gewordene Schwefelsäure unterliegt bei der Bildung der Proteïnstoffe unzweifelhaft wie die Salpetersäure einem Reductionsprozesse, und der Schwefel tritt mit Kohlenstoff, Wasserstoff etc. in chemische Verbindung.

Wenn sich die Proteïnstoffe des Plasmas dagegen im Zustande lebhafter Zersetzung befinden und aus später zu erörternden Gründen keine rasche Neubildung von Proteïnstoffen erfolgen kann, so wird der Schwefel der Eiweisskörper unter Bildung von Schwefelsäure oxydirt und dieselbe häuft sich in den Pflanzenzellen an. Dies ist z. B. in ausgeprägtester Weise nach den Untersuchungen von E. Schulze[2]) bei der Keimung der Samen von *Lupinus luteus* im Finstern der Fall.

---

[1]) Vergl. Arendt, Das Wachsthum der Haferpflanze, Leipzig. 1859. pag. 33.

[2]) Vergl. E. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 5. pag. 856 und Bd. 7, pag. 438.

Neben den Proteïnstoffen enthalten einige Pflanzentheile noch anderweitige schwefelhaltige Verbindungen, für deren Entstehung der Schwefel demnach ebenfalls unentbehrlich ist. Ich erinnere hier z. B. daran, dass in den schwarzen Senfsamen myronsaures Kali ($C_{10} H_{18} KNS_2 O_{10}$) vorhanden ist.

2. Der Phosphor. Der Phosphor gehört zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen, und keine Pflanze kann bei Abwesenheit dieses Elementes eine irgend wie normale Entwicklung erfahren. Die Pflanzenwurzeln sind im Stande, die leicht löslichen Verbindungen der Phosphorsäure mit Kali, Natron, Kalk etc. aufzunehmen; aber sie können ebenso die schwer löslichen Eisenoxyd- und Kalkphosphate verwerthen.

Früher hat man den Phosphor wol als zur Constitution der Proteïnstoffe gehörend angesehen. Diese Anschauung hat neuerdings einer anderen, von RITTHAUSEN[1]) vertretenen Platz gemacht, wonach die Phosphorsäure im Stande sein soll, sich chemisch mit den Eiweisskörpern zu verbinden. Neben phosphorsauren Salzen enthalten die Pflanzenzellen danach Phosphorsäureverbindungen der Proteïnstoffe. Die Angaben von W. MAYER[2]), wonach zwischen dem Gehalt der Getreidekörner an Phosphorsäure und Stickstoff stets ein constantes Verhältniss bestehen soll, scheinen diese Ansicht zwar wesentlich zu stützen, aber weitere Untersuchungen haben doch ergeben, dass jenes Verhältniss keineswegs ein so constantes ist, sondern innerhalb weiter Grenzen schwankt. Es ist gewiss, dass im Grossen und Ganzen ein hoher Proteinstoff- resp. Stickstoffgehalt der Pflanzentheile mit einem bedeutenden Phosphorsäuregehalt derselben Hand in Hand geht. Der Fürst zu SALM-HORSTMAR[3]) zeigte bereits, dass die Phosphorsäure namentlich in Beziehung zu der Fruchtbildung der Pflanzen stehe. ARENDT[4]) fand bei der Ausführung seiner bahnbrechenden Untersuchungen über das Wachsthum der Haferpflanze, dass die Aehren bei der Reife fortdauernd reicher an Phosphorsäure werden, und nach KRAUS[5]) wandern sowol Proteïnstoffe als auch Phosphorsäure aus den im Herbst absterbenden Blättern in reichlichen Quantitäten aus, während sie in den sommerdürren Blättern im Gegensatz zu anderen Körpern (Kali und Amylum) zurückbleiben. Alle diese Thatsachen zwingen aber noch keineswegs zu der Annahme, dass sich die Phosphorsäure chemisch mit den Proteïnstoffen zu verbinden vermag; sie weisen nur darauf hin, dass zwischen jener Säure und den Eiweisskörpern irgend welche Relationen bestehen, und es scheint in der That, dass die Phosphorsäure bei der Entstehung oder Wanderung der Proteinstoffe in der Pflanze irgend eine wichtige Rolle zu spielen hat, weshalb sich die Gewächse bei Abwesenheit der Phosphorsäure nicht normal entwickeln können.

3. Das Silicium. Dem Silicium begegnet man in Verbindung mit Sauerstoff in allen Pflanzenaschen. Insbesondere sind aber die Aschen der Vegetationsorgane der Gewächse (Stengel und Blätter) reich an Kieselsäure. Mit dem Alter der Pflanzentheile wächst im Allgemeinen ihr Kieselsäuregehalt; derselbe erreicht sein Maximum, wenn die Zellen aufgehört haben zu wachsen. Die

---

[1]) Vergl. RITTHAUSEN, Die Eiweisskörper etc. pag. 204.

[2]) Vergl. W. MAYER, Annalen der Chemie und Pharm. Bd. 101. pag. 152.

[3]) Vergl. SALM-HORSTMAR, Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanzen. Braunschweig, 1856.

[4]) Vergl. ARENDT, Haferpflanze. pag. 194.

[5]) Vergl. KRAUS, Botan. Zeitung. 1873, Nr. 26.

Repräsentanten gewisser Pflanzengruppen (Gramineen, Equisetaceen, Diatomeen etc.) sind besonders kieselsäurereich, und zwar lässt sich in diesen Fällen die Thatsache besonders leicht constatiren, dass die Kieselsäure der Substanz der Cellulosemembranen der Zellen eingelagert ist.

Die Pflanzenwurzeln können die Kieselsäure in Verbindung mit Wasser als lösliches Kieselsäurehydrat aufnehmen. Ebenso mögen lösliche kieselsaure Salze in den Organismus übergehen.[1])

Früher hielt man das Silicium für einen unentbehrlichen Pflanzennährstoff. Die Kieselsäure sollte die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Stammgebilde der Pflanzen bedingen, und man glaubte z. B. die Ursache der Erscheinung des Lagerns des Getreides auf eine ungenügende Kieselsäureaufnahme seitens der Pflanzen zurückführen zu dürfen. Heute wissen wir, dass dem Lagern ganz andere Ursachen zu Grunde liegen, dass Etiolirungsphänomene dasselbe bedingen, die mit dem Kieselsäuregehalt der Pflanzenzellen gar nichts zu thun haben. Ferner will ich hier betonen, dass nicht die steifen Halme der Getreidearten, sondern gerade die Blätter am meisten Kieselsäure enthalten. Ich fand z. B. in Roggenblättern 7,05 % Asche (auf die Trockensubstanz der Blätter bezogen). Die Roggenhalme enthielten 3,85 % Asche. In der Asche der Blätter waren 71,10 % Kieselsäure, in derjenigen der Stengeltheile aber 44,12 % vorhanden. Die Trockensubstanz der Blätter enthielt demnach 5,01 %, diejenige der Halme aber 1,70 % Kieselsäure.

Von besonderer Bedeutung ist hier aber die Thatsache, dass es z. B. SACHS[2]) gelungen ist, Maispflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur ohne künstliche Zufuhr von Kieselsäure zu durchaus normaler Entwicklung zu bringen.

Ebenso ist es HÖHNEL[3]) gelungen, die im normalen Zustande sehr aschen- und kieselsäurereichen Früchte von *Lithospermum arvense* unter Beihülfe einer durchaus kieselsäurefreien Nährstofflösung zur Entwicklung zu bringen. Die mangelnde Kieselsäure wird dabei in den Früchten zum Theil durch kohlensauren Kalk, zum Theil durch organische Stoffe ersetzt, und die Möglichkeit der Vertretbarkeit der Kieselsäure durch Kalkcarbonat ist auch noch insofern von Interesse, als dieselbe es unwahrscheinlich macht, dass das Silicium, wie einige Forscher meinen, in den Zellmembranen in chemischer Verbindung mit der Cellulose vorhanden ist. Es ist dagegen wol als sicher anzusehen, dass Kieselsäure als solche in den Zellhäuten abgelagert wird.

Wir gelangen somit zu dem Ergebnisse, dass die höheren Pflanzen das Silicium zur normalen Entwicklung entbehren können. Ob die Equisetaceen sich analog verhalten, ist noch fraglich. Uebrigens will ich bemerken, dass dem Silicium eine gewisse Nützlichkeit für die Vegetation unter Umständen nicht abgesprochen werden darf. Stark verkieselte Membranen werden z. B. dem Eindringen der Mycelienfäden von Pilzen, welche die Pflanzen schädigen, einen grösseren Widerstand als schwach oder gar nicht verkieselte entgegenstellen können.[4])

4. Das Chlor. Das Chlor, welches sehr constant, wenngleich nicht in bedeu-

---

[1]) Bemerkt sei, dass sich die Humussubstanzen des Bodens bei der Ueberführung der Kieselsäure in die Pflanzen zu betheiligen scheinen. Vergl. A. MAYER, Lehrbuch der Agriculturchemie. 2. Auflage. Bd. 1. pag. 252.

[2]) Vergl. SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 151.

[3]) Vergl. HÖHNEL in Wissenschaftl.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgegeben von FR. HABERLANDT, Bd. 2, pag. 160.

[4]) Vergl. KNOP, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 221.

tenden Mengen in den Pflanzenaschen angetroffen wird, scheinen viele höhere Pflanzen völlig entbehren zu können. Dagegen hält NOBBE[1]) das Chlor für einen unentbehrlichen Nährstoff der Buchweizenpflanze. Bei Abwesenheit des Chlors entwickelt sich dieselbe kümmerlich; die Blätter nehmen einen fleischigen Charakter an, und die in Folge des Assimilationsprozesses producirte Stärke häuft sich in grosser Menge in den Blattzellen an. Aus NOBBE's Beobachtungsresultaten scheint hervorzugehen, dass das Chlor eine Bedeutung für die Translocation des Amylums besitzt, und dass die Leitung der Stärke aus den Blättern der Buchweizenpflanze in anderweitige Organe derselben bei Chlormangel nicht normal zu Stande kommen kann. Somit würde sich auch die Thatsache in einfacher Weise erklären, dass in chlorfreien Lösungen erwachsene Buchweizenpflanzen fast immer »taube« Früchte liefern. In Berührung mit chlorhaltigen Nährstofflösungen entwickelten sich NOBBE's Buchweizenpflanzen hingegen ganz vortrefflich und producirten normal ausgebildete Früchte.

KNOP[2]) hat dagegen Buchweizenpflanzen in völlig chlorfreien Lösungen zu üppiger Entwicklung gebracht und unter den erwähnten Umständen normal fructificirende Pflanzen erhalten. Angesichts dieser verschiedenen Beobachtungsresultate ist es heute noch nicht möglich, sich mit aller Bestimmtheit über die physiologischen Functionen des Chlors im vegetabilischen Organismus auszusprechen. Wahrscheinlich dürfte aber sein, wie das auch schon von A. MAYER betont worden, dass das Chlor in der That unter Umständen für den Prozess der Wanderung des Amylum in der Pflanze eine Bedeutung besitzt, während die Translocation der Stärke in vielen Fällen (im Organismus mancher Gewächse oder selbst in den Buchweizenpflanzen, wenn die Nährstofflösung, welche denselben zur Disposition steht, eine gewisse Zusammensetzung besitzt) ebenso bei Ausschluss des Chlors normal erfolgen kann.

Das Chlor kann somit zu den unter bestimmten Verhältnissen nützlich wirkenden Pflanzennährstoffen gezählt werden, und zwar scheint das Chlor namentlich in Verbindung mit Kalium als Chlorkalium unter Umständen vortheilhaft auf die Vegetation einzuwirken. Wenn Chlorkalium, Chlornatrium, Chlorcalcium oder Chlormagnesium (namentlich aber die beiden zuletzt genannten Chloride) den Pflanzen in erheblichen Quantitäten zugeführt werden, so üben sie übrigens (vielleicht in Folge der Entstehung von Salzsäure) stets einen nachtheiligen Einfluss auf die Vegetation aus.[3])

5. Das Kalium. Dieses Element, welches von den Pflanzenwurzeln in Verbindung mit Salpetersäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Kieselsäure, Kohlensäure[4]) oder Chlor aufgenommen werden kann, gehört nachgewiesenermaassen zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen. So hat sich noch neuerdings durch NOBBE's[5]) Untersuchungen ergeben, dass sich die Pflanzen im höchsten Grade kümmerlich entwickeln, wenn ihnen in der Nährstofflösung kein Kalium zur Disposition gestellt wird, und es ist dem genannten Beobachter auch bis zu einem bestimmten Grad gelungen, Aufschluss über die Ursache dieser Erscheinung resp. über die physiologische Function des Kaliums im pflanzlichen Organismus zu erhal-

[1]) Vergl. NOBBE, Versuchsstationen. Bd. 7. pag. 371 und Bd. 13, pag. 396.

[2]) Vergl. KNOP, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 615.

[3]) Man vergl. übrigens A. MAYER, Lehrbuch der Agriculturchemie. Bd. 1. pag. 256.

[4]) Grössere Mengen von kohlensaurem Kali sind den Pflanzen, weil sie den Säften derselben eine alkalische Reaction ertheilen, durchaus nachtheilig.

[5]) Vergl. NOBBE, Versuchsstationen. Bd. 13. pag. 321.

ten. Bei Abwesenheit des Kaliums unterbleibt nämlich die Amylumbildung in den Chlorophyllkörnern der Gewächse, womit selbstverständlich der gesammte Ernährungsprozess der Pflanzen gestört ist. Wenn das Kalium einerseits eine Bedeutung für die Neubildung des Amylum besitzt, so scheint dasselbe andererseits ebenso von Wichtigkeit für die Translocation der Kohlehydrate zu sein. Denn gerade diejenigen Pflanzentheile (Kartoffelknollen, Rübenwurzeln etc.), welche reichliche Stärke oder Zuckermengen enthalten, in denen also diese Körper nach erfolgter Translocation in erheblichen Quantitäten abgelagert werden, enthalten ebenfalls viel Kalium. Ebenso wandern aus den sommerdürren Blättern Amylum und Kali gemeinschaftlich aus, während Proteinstoffe neben Phosphorsäure in denselben verbleiben. Ich will noch bemerken, dass nach NOBBE das Chlorkalium diejenige Verbindungsform des Kaliums darstellt, welche die Translocation der Stärke am meisten begünstigt. Dem Chlorkalium am nächsten steht das salpetersaure Kali; weniger günstig wirken anderweitige Kaliumverbindungen auf den Verlauf der erwähnten Prozesse im vegetabilischen Organismus ein.[1])

6. Das Natrium. Das Natrium ist in der Natur weit verbreitet. Trotzdem ist der Natriumgehalt der Pflanzenaschen in der Mehrzahl der Fälle ein viel geringerer als der Kaliumgehalt derselben. Das Natrium häuft sich auch nicht, wie z. B. Kalium oder Phosphor, in besonderen Pflanzentheilen erheblich an. Durch Culturversuche ist für viele höhere Pflanzen der experimentelle Nachweis geliefert worden, dass dieselben bei Abwesenheit des Natriums zu durchaus normaler Entwicklung gelangen können. Ob gewisse Gewächse, z. B. die *Salsola*- oder *Salicornia*species, das Natrium völlig entbehren können, ist fraglich.

7. Das Calcium. Dieses Element gehört wieder zu der Gruppe der unentbehrlichen Pflanzennährstoffe. Bei Abwesenheit einer Calciumverbindung scheint namentlich die Entwicklung der Stengel- sowie Blattorgane der Gewächse behindert zu werden. Dieser Umstand in Verbindung mit dem anderen, dass namentlich die Aschen der erwähnten Pflanzentheile calciumreich sind, während die Wurzeln, Knollen und Samen wenig Calcium enthalten, berechtigt wol zu der Annahme, dass das in Rede stehende Element eine besondere Bedeutung für die Entwicklung der oberirdischen Vegetationsorgane der Pflanzen besitzt. Genaueres ist aber über die physiologische Function des Calciums nicht bekannt.[2])

Die Pflanzenwurzeln sind im Stande, kohlensauren, salpetersauren, schwefelsauren oder phosphorsauren Kalk aufzunehmen. Diese Kalksalze, welche besonders den Uebergang anorganischer Säuren in den Organismus vermitteln, werden in der Pflanze häufig durch organische Säuren zersetzt. Der oxalsaure Kalk ist z. B. als ein beachtenswerthes Produkt solcher Reactionen anzusehen. Kohlensaurer Kalk kann übrigens, wie der oxalsaure Kalk, in den Pflanzenzellen in fester Form (z. B. in den Cystolithen) abgelagert werden. Aus den Kalkdrüsen am Blattrande vieler *Saxifraga*arten wird eine Lösung von doppeltkohlensaurem Kalk in Wasser abgeschieden.

8. Das Magnesium. Ohne die Gegenwart des Magnesiums kann es keine höhere Pflanze zu einer einigermaassen üppigen Entwicklung bringen.[3]) Da zumal solche Pflanzentheile, welche reichliche Proteïnstoffmengen enthalten,

[1]) Dies ist, wie NOBBE fand, selbst der Fall, wenn Chlor, allerdings nicht in Verbindung mit Kalium, sondern mit Calcium, zugegen ist.

[2]) Vergl. BÖHM, Botan. Zeitung. 1875. pag. 373.

[3]) Man vergl. z. B. die Angaben von STOHMANN, Annalen der Chem. und Pharm. Bd. 121. pag. 337.

gleichzeitig relativ reich an Magnesium sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass den Verbindungen dieses Elements eine Bedeutung für die Prozesse der Entstehung oder Translocation der Eiweisskörper zukommt.

9. Das Eisen. Das Eisen gehört zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen, obgleich sich dasselbe nur in kleinen Quantitäten in den Pflanzenaschen vorfindet. Wenn man höhere Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur erzieht, ohne der Nährstofflösung Eisensalze hinzuzufügen, so entwickeln sich die aus den Samen hervorgehenden jungen Untersuchungsobjecte zunächt noch ganz normal, weil ihnen das Eisen der Samen zur Disposition steht. Später treten dann Symptome von Krankheitserscheinungen auf.[1]) Die oberirdischen Pflanzentheile nehmen nämlich ihre normale grüne Färbung nicht an. Sie gehen in den icterischen und chlorotischen Zustand über[2]). Bei mikroskopischer Untersuchung der längere Zeit bei Eisenmangel erwachsenen weisslich gefärbten Pflanzentheile ergiebt sich, dass in den Zellen derselben form- und farbloses Protoplasma vorhanden ist, dass aber die Chlorophyllkörner nicht ausgebildet sind. Bietet man den Pflanzen Eisen zur Aufnahme dar, indem man die Wurzeln mit Eisensalzen in Berührung bringt, oder die Blätter äusserlich mit Lösungen von Eisensalzen bestreicht, so zeigt sich, dass sich alsbald normale, grün gefärbte Chlorophyllkörner in den Zellen der Stengel und Blätter ausbilden. Es ist zwar noch nicht nachgewiesen, ob das Eisen als ein wesentlicher Bestandtheil des Chlorophyllfarbstoffs angesehen werden muss, aber dennoch darf mit aller Bestimmtheit behauptet werden, dass das Eisen für die normale Ausbildung der Chlorophyllkörner absolut unentbehrlich erscheint. Die Gewächse können sich bei Eisenmangel durchaus nicht freudig entwickeln, denn wenn das Assimilationsorgan nicht zu fungiren im Stande ist, so muss es ja an den für das Wachsthum erforderlichen plastischen Stoffen fehlen.

Aus den vorstehenden Darstellungen geht unzweifelhaft hervor, dass für die höheren Gewächse Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen als unentbehrliche Nährstoffe angesehen werden müssen. Silicium sowie Chlor können dagegen als unter Umständen nützliche Nährstoffe betrachtet werden. Das Natrium ist entbehrlich. Ich möchte nun aber mit besonderem Nachdruck betonen, dass es durchaus geboten erscheint, sich vor einer zu schnellen Verallgemeinerung des Gesagten zu hüten. Das Eisen z. B. ist zweifelsohne für chlorophyllfreie Parasiten oder Saprophyten von keiner Bedeutung. Ebenso fragt es sich, ob z. B. das Silicium, welches im Grossen und Ganzen nur als nützlicher Nährstoff betrachtet werden kann, nicht etwa für die Equisetaceen unentbehrlich ist. Es fragt sich auch, ob verschiedene Aschenbestandtheile, die, wie z. B. das Aluminium oder Brom, zwar im Allgemeinen keine Bedeutung für die Pflanzenernährung besitzen, nicht vielleicht im Organismus bestimmter Gewächse sehr wichtige physiologische Functionen zu erfüllen haben.

Das charakteristische Merkmal der Unentbehrlichkeit eines Nährstoffs für eine Pflanze bleibt aber immer dieses, dass dieselbe sich bei Abwesenheit des nothwendigen Stoffs stets mehr oder minder kümmerlich entwickelt, eine Erscheinung, die sich selbst dann geltend macht, wenn alle sonstigen Vegetationsbedingungen in durchaus normaler Weise gegeben sind. Ebenso kann ein Gewächs keines-

[1]) Man vergl. über das Folgende: A. GRIS, Annal. d. sc. nat. 1857, T. 7, pag. 201; SALM-HORSTMAR, Versuche und Resultate etc., 1856; SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 144.

[2]) Wol zu unterscheiden von Icterus und Chlorosis ist das Etiolement der Gewächse. Jene Krankheitserscheinungen werden durch Eisenmangel, diese durch Lichtmangel verursacht.

wegs zu völliger Ausbildung gelangen, wenn dasselbe nicht im Stande ist, hinreichende Quantitäten der erforderlichen Nährstoffe aufzunehmen. Die schärfere Berücksichtigung dieser Erfahrung hat namentlich LIEBIG[1]) zur Aufstellung des Gesetzes des Minimums geführt, wonach die Productionsgrösse einer Pflanze sich richtet nach der Menge desjenigen unentbehrlichen Nährstoffs, welcher ihr in geringster Quantität zur Disposition steht. Wenn einer Pflanze z. B. überreichliche Mengen fast aller Nährstoffe zur Disposition stehen, und nur das Kalium in beschränkter Quantität zugegen ist, so kann die Production dennoch nur nach Maassgabe der kleinen Menge des vorhandenen, unentbehrlichen Kaliums erfolgen.[2]) Jenes Gesetz des Minimums hat übrigens nicht nur mit Bezug auf die Pflanzennährstoffe, sondern überhaupt mit Bezug auf alle erforderlichen Lebensbedingungen der Pflanzen Gültigkeit.

Den höheren Pflanzen verhalten sich mit Bezug auf ihr Mineralstoffbedürfniss die niederen pflanzlichen Organismen in vieler Hinsicht ganz analog. So ist z. B. zu vermuthen, dass viele Algen sich gewiss nur dann normal entwickeln können, wenn ihnen dieselben Elemente wie den höheren Gewächsen in genügenden Quantitäten dargeboten werden. Mit Bezug auf den Mineralstoffbedarf einiger niederer Pflanzen, z. B. der Hefezellen, liegen genauere Beobachtungen vor.[3]) Es ist nämlich nachgewiesen, dass der *Sacharomyces cerevisiae* des Kaliums, Phosphors und Magnesiums nothwendig in bedeutenden Mengen zur normalen Entwicklung bedarf. Ebenso ist der Schwefel gewiss als ein unentbehrlicher Nährstoff jenes Pilzes anzusehen. Kalcium kann der Hefepilz wahrscheinlich entbehren; Silicium, Chlor, Natrium und Eisen sind für die Entwicklung des Pilzes nicht nothwendig.

§ 14. Die Vertretbarkeit der Aschenbestandtheile. Es ist ganz verzeihlich, dass man früher, als man noch nicht eingehender über die Unentbehrlichkeit einzelner Aschenbestandtheile orientirt war, die Ansicht von der Vertretbarkeit der Mineralstoffe im pflanzlichen Organismus aufstellte. Man konnte sich vorstellen, dass eine Pflanze normal zur Entwicklung gelangte, wenn ihr kein Kalium, dafür aber vielleicht neben anderen Stoffen recht viel Natrium, oder vielleicht kein Kalcium, aber eine reichliche Magnesiummenge zur Disposition gestellt würde. Diese Anschauungen von der völligen Vertretbarkeit der Nährstoffe, die man namentlich für nahe mit einander verwandte Elemente in Anspruch nahm, musste selbstverständlich sofort aufgegeben werden, als die Ernährungsphysiologie weitere Fortschritte machte, als sich zeigte, dass die Pflanzen ohne die Gegenwart ganz bestimmter Stoffe nicht zur Entwicklung gelangen können. In der That haben alle bezüglichen Untersuchungen zu dem Resultat geführt, dass keiner der als unentbehrlich zu bezeichnenden Pflanzennährstoffe durch andere Körper zu ersetzen ist. So kann das Kalium weder durch Natrium noch Lithium, das Eisen nicht durch Mangan vertreten werden. Ebenso wissen wir heute, dass diejenige Quantität eines Pflanzennährstoffes, welche für die normale Ausbildung eines Gewächses absolut nothwendig ist, keineswegs theilweise durch andere Körper ersetzt werden kann.[4])

[1]) Vergl. LIEBIG, Grundsätze der Agriculturchemie, 1855. In anderen Schriften behandelt LIEBIG das hier in Rede stehende Verhältniss ebenfalls.

[2]) Vergl. die interessanten Untersuchungen HELLRIEGEL's, Versuchsstationen. Bd. 11. pag. 136.

[3]) Vergl. über das Folgende A. MAYER, Gährungschemie. pag. 121.

[4]) Man vergl. E. WOLFF, Festschrift zum 50jährigen Jubiläum d. Akadem. Hohenheim, 1868 und NOBBE, Versuchstationen, Bd. 13, pag. 321.

Dagegen scheint der Vertretbarkeit eines nicht als unentbehrlich, sondern nur als nützlich zu bezeichnenden Nährstoffes durch andere Körper nichts im Wege zu stehen, und ich brauche hier zur Begründung des Gesagten nur auf unsere Erörterungen über die Bedeutung des Chlors sowie des Siliciums für die Pflanzen hinzuweisen.

Viertes Kapitel.

Die organischen Verbindungen als Pflanzennahrungsmittel.

§ 15. Die chlorophyllhaltigen Gewächse. Es unterliegt heute zwar keinem Zweifel mehr, dass sehr viele grüne Pflanzen eine durchaus normale Entwicklung erfahren können, wenn ihnen ausschliesslich anorganische Stoffe als Nahrungsmittel zur Disposition gestellt werden. Die Wasserculturversuche haben gezeigt, dass viele Pflanzen üppig entwickelte Vegetationsorgane, normal gebaute Blüthen, sowie reichliche Mengen keimfähiger Samen produciren, wenn ihnen neben der Kohlensäure der Luft und dem Wasser hinreichende Quantitäten einiger anorganischer Salze zur Verfügung stehen. Bei alledem ist es klar, dass die Wurzeln der Gewächse, wenn dieselben sich in der Natur in einem an organischen Stoffen mehr oder minder reichen Boden ausbilden, eben mit diesen organischen Stoffen in Berührung gelangen, und man ist berechtigt, die Frage aufzuwerfen, ob diese Verbindungen, obgleich viele Pflanzen ohne dieselben durchaus normal gedeihen, nicht dennoch von der Vegetation verwerthet werden können.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass verschiedene stickstoffhaltige organische Stoffe höchst wahrscheinlich als solche im Organismus bei der Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden. Ebenso ist es durchaus nicht unmöglich, dass grüne Pflanzen, die allerdings bei Abwesenheit organischer Bodenbestandtheile gedeihen können, dennoch unter Umständen stickstofffreie organische Stoffe aufnehmen und verarbeiten.

Früher hat man den Humus bekanntlich als ein mehr oder minder wichtiges Pflanzennahrungsmittel angesehen. Zwar habe ich nachgewiesen,[1]) dass ein Hauptbestandtheil des Humus, die Huminsäure nämlich, nicht als solche in die Pflanzenzellen eintreten kann, aber es ist keineswegs ausgeschlossen, dass anderweitige organische Bodenbestandtheile sich nicht in derselben Weise verhalten. Uebrigens liegt ja die Möglichkeit vor, dass die Pflanzenwurzeln chemisch verändernd auf organische Körper des Bodens, die als solche nicht von denselben aufgenommen werden können, einwirken und zur Entstehung aufnehmbarer und im Organismus verwerthbarer Substanzen Veranlassung geben. Es wird im dritten Hauptabschnitt der specielle Nachweis geführt werden, dass den Embryonen vieler Samen die Fähigkeit zukommt, die organischen Reservestoffe des Endosperm (Amylum, Zellstoff etc.) aufzulösen. Das Studium dieser Vorgänge ist insofern für die Beurtheilung der hier berührten Fragen von Wichtigkeit, als sich dabei ergeben hat, dass jene Auflösungsprozesse unter Vermittlung von Fermenten zu Stande kommen und zur Entstehung organischer Stoffe Veranlassung geben, die für die Zwecke des Wachsthums des Embryo verwerthet werden. Man wird daher schliessen dürfen, dass ebenso die entwickelte Pflanze unter Umständen Fermente erzeugt, welche modificirend auf organische Bodenconstituenten einwirken und die Ueberführung derselben in den vegetabilischen Organismus bedingen.

---

[1]) Vergl. DETMER, Versuchsstationen. Bd. 14. pag. 294.

Für eine gewisse, wenngleich nicht sehr grosse Anzahl grüner Pflanzen ist es im höchsten Grade wahrscheinlich oder gar gewiss, dass sie normalerweise auf die Aufnahme und Verarbeitung gewisser Mengen organischer Stoffe angewiesen sind.

1. Zunächst erinnere ich an solche Pflanzen, die, wie die *Erica-*, *Calluna-*, *Rhododendron-* oder *Vaccinium*-Arten auf mehr oder minder humusreichem Boden vegetiren. Ob sie der organischen Stoffe absolut nothwendig zur normalen Entwicklung bedürfen, ist allerdings fraglich.

2. Ueber die Ernährungsvorgänge der fleischverdauenden oder insektenfressenden Pflanzen brauche ich mich hier nicht eingehender auszusprechen, da dieselben bereits von DRUDE in diesem Handbuche eingehender behandelt worden sind. Ich will nur erwähnen, dass das Insektenfangen nach den Untersuchungen von FR. DARWIN[1]) sowie REESS[2]) von Nutzen für diese merkwürdigen Organismen zu sein scheint[3]), obgleich manche derselben nach SCHENK auch ohne Fleischfütterung gedeihen können.

3. Die chlorophyllhaltigen Saprophyten nehmen gewisse Mengen organischer Stoffe aus dem Boden auf, aber sie sind daneben im Stande zu assimiliren. Die *Neottia nidus avis* zeigt, wie WIESNER fand, worauf bereits früher hingewiesen, einen geringen Chlorophyllgehalt und vermag nach DRUDE in der That schwach zu assimiliren. Die Hauptmasse der organischen Stoffe nimmt sie auf jeden Fall aus dem humusreichen Boden auf, in welchem sich das mit dicken Wurzeln besetzte Rhizom entwickelt. Das chlorophyllfreie, aus sehr kleinen Samen hervorgehende Rhizom von *Corallorhiza innata* entwickelt sich im Boden unter Aufnahme organischer Stoffe bis zu bedeutender Grösse[4]). Der blüthentragende Stengel, der wenig Chlorophyll führt, kommt erst später zur Ausbildung.

4. Die grünen Parasiten scheinen im Allgemeinen recht viel Chlorophyll zu enthalten und daher beträchtliche Quantitäten organischer Stoffe selbst erzeugen zu können. Hierher gehören z. B. *Viscum album*, die *Thesium*-arten, sowie viele Rhinanthaceen *(Euphrasia, Rhinanthus, Melampyrum)*. Die Wurzeln von *Viscum* verbreiten sich im Holz, sowie zwischen dem Cambium und Bast der Aeste des Wirthes; die übrigen hier genannten Gewächse besitzen Wurzeln, deren Haustorien in die Wurzeln der Nährpflanzen eindringen[5]). Um das Zustandekommen dieses letzteren Prozesses zu ermöglichen, werden vielleicht häufig fermentartig wirkende Körper erzeugt, welche die Auflösung gewisser Gewebepartien der Nährpflanze herbeiführen.

§ 16. **Die chlorophyllfreien Gewächse.** Viele Pflanzen enthalten gar kein Chlorophyll und sind daher auf die Aufnahme organischer Stoffe von aussen durchaus angewiesen. Ich werde erst im dritten Abschnitte diejenigen Prozesse näher berühren, welche bei der Verarbeitung der organischen Stoffe im Organismus zur Geltung kommen; hier genügt es zu betonen, dass chlorophyllfreie Gewächse auf Kosten organischer Nahrungsmittel leben.

---

1) Vergl. FR. DARWIN, Naturforscher. 1879.

2) Vergl. REESS, Botan. Zeitg. 1878. No. 14.

3) Die entgegenstehenden Angaben von REGEL (vergl. Gartenflora, 1879) scheinen mir nicht beweiskräftig zu sein.

4) Vergl. REINKE, Flora. 1873, pag. 179.

5) Vergl. SOLMS-LAUBACH, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 6. pag. 509. Bemerkt sei noch, dass die chlorophyllarmen Orobanchen parasitisch auf den Wurzeln anderer Pflanzen leben, indem die Stengelbasis und die Adventivwurzeln des Schmarotzers in dieselben eindringen.

Viele Schizomyceten verwerthen unter Erregung von Fäulnisserscheinungen oder Gährungsphänomenen (Milchsäure- und Buttersäuregährung) stickstoffhaltige, resp. stickstofffreie organische Stoffe für die Zwecke ihrer Ernährung. Der Hefepilz entwickelt sich in einer Flüssigkeit, die neben anorganischen Salzen allein Zucker enthält, ganz normal und verwendet gewisse Atomgruppen des Zuckers für sein Wachsthum, während andere Atomgruppen desselben Kohlensäure und Alkohol liefern. *Empusa Muscae* lebt, nachdem der Pilz die Chitinhaut der Stubenfliege durchdrungen hat, auf Kosten der organischen Stoffe des Leibes jenes Insektes. Viele Pilze leben parasitisch auf grünen Pflanzen und ernähren sich auf Kosten der in Folge des Assimilationsprocesses gebildeten organischen Körper. Namentlich sind in dieser Hinsicht merkwürdig viele Repräsentanten aus den Abtheilungen der *Pyrenomyceten* und *Discomyceten*, welche bekanntlich in Verbindung mit Algen leben und mit diesen zusammen die Flechtenkörper darstellen. Viele Pilze ziehen endlich ihre Nahrung aus dem Humus unserer Wälder.

Als phanerogamer chlorophyllfreier Saprophyt ist zu nennen: *Epipogium Gmelini*, dessen wurzelloses Rhizom sich nach Reinke im humusreichen Boden ausbildet. *Monotropa Hypopitys*, welcher Pflanze nachgewiesenermassen der normale grüne Chlorophyllfarbstoff fehlt, lebt, wenn sie in Buchenwaldungen vorkommt, saprophytisch, in Fichtenwaldungen aber parasitisch, indem ihre Wurzeln in diesem Falle in diejenigen der Nährpflanzen eindringen. Die *Lathraea squamaria* zieht mit Hülfe der Haustorien ihrer Wurzeln aus den Wurzeln anderer Gewächse Nahrung[1]). Ebenso sind die *Cuscuta*-Arten als echte Parasiten anzusehen.

Zweiter Abschnitt.
Die Molekularkräfte der Pflanzen.

Erstes Kapitel.
Allgemeines über die Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

§ 17. Die Anschauungen Nägeli's. — In dem Paragraphen über die Imbibitionsprozesse werde ich mich eingehender darüber aussprechen, worin das charakteristische Merkmal organisirter pflanzlicher Gebilde besteht. Hier sei nur dies bemerkt, dass die Stärkekörner, die Zellmembranen sowie die verschiedenen plasmatischen Gebilde (Krystalloïde, Zellkerne etc.) als solche organisirte Körper aufgefasst werden müssen. Mit der Molekularstructur derselben ist man erst genauer bekannt geworden, nachdem man damit begonnen hat, das Polarisationsmikroskop zur Erforschung ihres inneren Baues in Anwendung zu bringen. Derartiges ist bereits von Ehrenberg[2]) und H. v. Mohl[3]) geschehen, aber erst die Untersuchungen Nägeli's haben zu Resultaten geführt, die von der weittragendsten Bedeutung geworden sind, und ich stelle die folgenden Worte des zuletzt genannten Forschers an die Spitze unserer ferneren Erörterungen[4]):

---

1) Vergl. Krause, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea squamaria*. Inaugural-Dissert. Breslau 1879.

2) Vergl. Ehrenberg, Berichte d. Verhandl. d. Berliner Akadem. 1849. pag. 55.

3) Vergl. H. v. Mohl: Botan. Zeitg. 1858. pag. 1.

4) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. zu München. 1862. Bd. 1. pag. 311.

»Die organisirten Substanzen bestehen aus krystallinischen, doppeltbrechenden (aus zahlreichen Atomen zusammengesetzten) Molekülen, die lose, aber in bestimmter, regelmässiger Anordnung neben einander liegen. Im befeuchteten Zustande ist, in Folge überwiegender Anziehung, jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; im trockenen Zustande berühren sie sich gegenseitig. In der organisirten Substanz ist demnach eine doppelte Cohäsion vorhanden; die eine verbindet die Atome zu Molekülen, in gleicher Weise wie dieselben sonst zusammentreten, um einen Krystall zu bilden; die andere vereinigt die Moleküle[1]).

NÄGELI war bereits früher bei dem Studium der Molekularstructur organisirter Gebilde, speciell der Amylumkörner, zu der Ansicht gekommen, dass die Massentheilchen (Moleküle) derselben, nicht Kugelgestalt besitzen können[2]). Die Moleküle hielt NÄGELI vielmehr für polyëdrische Gebilde. Der genannte Forscher hat ferner mit Hülfe des Polarisationsmikroskops nachgewiesen, dass die Stärkekörner, Zellhäute, sowie die Krystalloïde jene schönen Interferenzfarben hervortreten lassen, wie dieselben ebenfalls von optisch zweiaxigen Krystallen im polarisirten Licht hervorgerufen werden, und nun stand für NÄGELI die Ansicht fest, dass den Molekülen der genannten vegetabilischen Gebilde die Natur von Krystallen zukäme.[3])

Es ist bereits darauf hingewiesen worden, dass die Massentheilchen der organisirten Gebilde sich in Contact mit Wasser mit Flüssigkeitshüllen umgeben. Die pflanzlichen Gebilde imbibiren sich, wie man sagt, mit Wasser. Dies ist aber von besonderem Interresse, dass z. B. ein mit Flüssigkeit imbibirtes Stärkekorn nicht als eine homogene Masse erscheint, sondern, wie weiter unten specieller gezeigt werden soll, das Vorhandensein wasserärmerer und wasserreicherer Schichten deutlich erkennen lässt. Diese Thatsache hat NÄGELI zu der Ansicht geführt, dass die verschiedenen Moleküle ein und desselben Stärkekornes nicht dieselbe Grösse, sondern verschiedene Dimensionen besitzen. Und zwar werden in den wasserreicheren Regionen eines Amylumkornes kleinere Stärkemoleküle als in den wasserärmeren vorhanden sein müssen[4]).

§ 18. Erweiterung der Anschauungen NÄGELI's. — NÄGELI unterliess es, die Anschauungen, welche er sich über die Molekularstructur der Stärkekörner, Zellhäute und Krystalloïde gebildet hatte, ebenso auf das Plasma zu übertragen. Dies ist zuerst von SACHS[5]) geschehen. Und in der That lässt sich die Vorstellung, dass die Substanz des Plasma, der Zellkerne sowie der plasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörper in Gestalt isolirter Moleküle (im Sinne NÄGELI's) vorhanden ist, die sich, selbst für Wasser undurchdringlich, bei dem Zustandekommen der Imbibition mit Wasserhüllen umgeben, sehr wol mit den bekannten Thatsachen in Einklang bringen. Zu bemerken ist übrigens, dass es

---

[1]) Es ist wol zu beachten, dass NÄGELI's »Atome« dem entsprechen, was wir heute als Moleküle bezeichnen. NÄGELI's »Moleküle« repräsentiren demnach in Wirklichkeit Aggregate von Molekülen.

[2]) Vergl. NÄGELI, Stärkekörner. 1858. pag. 333.

[3]) Bevor NÄGELI die hier geltend gemachten Anschauungen definitiv aussprach, hat er sich davon überzeugt, dass die Interferenzfarben, welche organisirte pflanzliche Gebilde im polarisirten Licht hervortreten lassen, nicht in Folge von Spannungsverhältnissen hervorgerufen werden.

[4]) Vergl. NÄGELI, Stärkekörner. pag. 333. Die im Text zur Kenntniss gebrachten Anschauungen NÄGELI's haben nicht nur für die Amylumkörner Gültigkeit, sondern sie sind ebenso auf anderweitige organisirte Gebilde zu übertragen.

[5]) Vergl. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. pag. 443.

bis jetzt noch nicht gelungen, mit Hülfe des Polarisationsmikroskops Aufschluss über die Krystallbeschaffenheit der Moleküle der hier erwähnten plasmatischen Gebilde zu erlangen, denn dieselben lassen im polarisirten Licht keine Interferenzfarben hervortreten; möglich wäre es aber immerhin, dass das Plasma aus Krystallmolekülen, die dem regulären Systeme angehörten, bestände.

Nach den Vorstellungen der modernen Chemie sind diejenigen Gebilde, welche NÄGELI als Krystallmoleküle bezeichnet hat, als Aggregate von Molekülen anzusehen. Ein jedes dieser Aggregate besteht aus sehr vielen Stärke- oder Zellstoffmolekülen etc., und jedes dieser Moleküle ist aus Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Sauerstoffatomen zusammengesetzt. Es ist daher ein glücklicher Gedanke PFEFFER's[1]) gewesen, die Moleküle NÄGELI's als Tagmen zu bezeichnen[2]). Die verschieden organisirten Gebilde (Stärkekörner, Zellhäute und plasmatische Gebilde) repräsentiren daher Syntagmen und den einzelnen aus vielen Molekülen bestehenden Tagmen ist in vielen Fällen bestimmt die Krystallbeschaffenheit eigenthümlich.

Zweites Kapitel.

Spezielles über die organisirten pflanzlichen Gebilde.

§ 19. Die Amylumkörner. — Die Amylum- oder Stärkekörner sind im Pflanzenreich sehr weit verbreitete Gebilde. Sie entstehen vor allen Dingen in den Chlorophyllkörpern als Assimilationsprodukte und werden sehr häufig als Reservestoffmaterial in Knollen und Samen etc. aufgespeichert. Wenn die Reservestoffbehälter kein Amylum führen, so sind natürlich anderweitige stickstofffreie Verbindungen (Zucker, Inulin, Fette) vorhanden, welche, wie wir an anderer Stelle eingehender sehen werden, im Stande sind, die fehlende Stärke in physiologischer Beziehung zu ersetzen.

Bei mikroskopischer Betrachtung erweisen sich die Stärkekörner als solide, mehr oder minder rundliche Gebilde. Die Grösse der Stärkekörner ist sehr verschieden. NÄGELI, der überhaupt sehr umfassende und gründliche Studien über die Beschaffenheit sowie das Verhalten der Amylumkörner angestellt hat, giebt an, dass die einfachen Stärkekörner aus dem Samen von *Fagus silvatica* z. B. einen Durchmesser von 6, diejenigen aus dem Samen von *Pisum sativum* aber einen Durchmesser von 65 Mikromill. besitzen.[3])

Sehr beachtenswerth ist die Thatsache, dass die Stärkekörner eine Schichtung erkennen lassen. Haben die Körner eine gehörige Grösse erreicht, so zeigt sich, dass sie aus Schichten bestehen, die um einen Mittelpunkt gruppirt sind, der aber meist nicht mit dem mathematischen Centrum identisch ist. Betrachtet man ein frisches Amylumkorn genauer unter dem Mikroskop, so findet man, dass von aussen nach innen abwechselnd dichtere und minder dichte Schichten auf einander folgen. Die weicheren Stellen erscheinen röthlich, die dichteren weisslich oder bläulich weiss. Wenn man die Stärkekörner mit wasserentziehenden Mitteln, z. B. mit absolutem Alkohol, behandelt, so verschwindet die Schichtung,

---

[1]) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. 1875. pag. 32.

[2]) Die Tagmen repräsentiren dieselben Gebilde, welche von NÄGELI nnd SCHWENDENER (vergl. das Mikroskop, 2. Aufl., 1877, pag. 424) als Micellen bezeichnet werden.

[3]) Diese und manche der folgenden Angaben entnehme ich dem grossen Werk NÄGELI's über Stärkekörner.

und die Gesammtmasse der Körner wird weisslich. Die Schichtung der Stärkekörner wird also dadurch bedingt, dass das Verhältniss zwischen Wasser und Amylumsubstanz nicht an allen Punkten der in Rede stehenden Gebilde dasselbe ist. Die dichter erscheinenden Schichten sind die wasserärmeren, die weniger dicht erscheinenden die wasserreicheren.

Der Wassergehalt der Stärkekörner nimmt, abgesehen von den soeben berührten Verhältnissen, im Allgemeinen von innen nach aussen ab. Der Gesammtwassergehalt eines aus einer Kartoffelknolle entnommenen Amylumkornes beträgt etwa 40%; andere Stärkekörner sind noch wasserreicher. Erwärmt man Amylum gemeinsam mit Wasser, so beginnt bei etwa 50° C. das Aufquellen der Körner[1]. Die Stärkekörner vergrössern sich, die äusseren Theile derselben werden zersprengt, und schliesslich bildet das Amylum mit dem Wasser eine mehr oder minder dickflüssige, homogene Masse (Kleister), in welcher von der Organisation der Amylumkörner durchaus nichts mehr zu erkennen ist.

Vor allen Dingen ist ferner darauf hinzuweisen, dass das Amylum kein chemisches Individuum repräsentirt. Es ist nämlich NÄGELI[2] gelungen, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen in Stärkekörnern mit Sicherheit nachzuweisen. NÄGELI behandelte nämlich Stärke bei 40—47° C. mit Speichel. Es zeigte sich, dass ein Theil der Stärkesubstanz unter dem Einflusse des Ptyalins extrahirt wurde, während ein anderer Theil zurückblieb. Die extrahirte Substanz bezeichnet man als Granulose, die Substanz des Rückstandes aber als Stärkecellulose. Die Granulose zeigt in Berührung mit Jod die charakteristische Stärkereaction; die Stärkecellulose färbt sich in Contact mit Jod und Schwefelsäure blau, Jod allein ertheilt ihr aber nur eine rothgelbe oder bräunliche Färbung. Interessant ist, dass, trotzdem die Stärkekörner nur zu etwa 2—6% aus Stärkecellulose bestehen, diese nach der Entfernung der Granulose dennoch die gesammten Structurverhältnisse des Amylumkornes erkennen lässt. Die Granulose kann man den Amylumkörnern, wie hier noch bemerkt werden mag, auch unter Anwendung von Säuren, zumal von Salzsäure, bei gewöhnlicher Temperatur, entziehen.

Wenn man Amylum mit kochendem Wasser behandelt und die gewonnene Flüssigkeit filtrirt, so kann man in dem Filtrat grosse Stärkemengen nachweisen. Bei gewöhnlicher Temperatur geben aber die unversehrten Stärkekörner an das Wasser, mit welchem sie in Contact gelangen, keine nachweisbaren Substanzmengen ab; dagegen ist das Wasser im Stande, solchen Amylumkörnern, die man zunächst durch Zerreiben mit Sand zertrümmert hat, geringe Granulosemengen zu entziehen.

Die Stärke erleidet, wenn sie mit verschiedenen Körpern in Berührung gelangt, merkwürdige Veränderungen. Zumal hat man die Wirkung der Diastase auf das Amylum eingehender studirt, und während man früher der Ansicht war, dass jenes Ferment die Stärke zunächst in Dextrin und dieses dann in Traubenzucker umwandelt, haben neuerdings MUSCULUS sowie E. SCHULZE und M. MÄRCKER[3] gezeigt, dass die Stärke in Berührung mit Diastase unter Wasseraufnahme in

[1] Die Temperatur, bei der die Stärke in Berührung mit warmem Wasser aufzuquellen beginnt, ist für verschiedene Stärkesorten, ja selbst für die einzelnen Partien ein und desselben Stärkekornes nicht dieselbe.

[2] Vergl. NÄGELI, Stärkekörner. pag. 121.

[3] Vergl. E. SCHULZE und M. MÄRCKER, Journal f. Landwirthschaft. 1872. pag. 57.

Dextrin und eine eigenthümliche Zuckerart (Maltose) gespalten wird. Der letztere Körper kann allerdings unter besonderen Verhältnissen unter Vermittlung des Ferments weiter in Traubenzucker übergeführt werden.

Wird Amylum in der Wärme mit verdünnter Säure (Salz- oder Schwefelsäure) behandelt, so werden Dextrin und Traubenzucker gebildet. Es scheint festzustehen, dass die Säuren keine Spaltung des Amylum wie Diastase bewirken, sondern dass sie die Stärke successive in Dextrin und dieses in Zucker überführen.

Erwähnung mag die Thatsache finden, dass die Stärke im Stande ist, sich mit Metalloxyden und Säuren zu verbinden.

In Berührung mit Jod färben sich die Stärkekörner (bei Gegenwart von Wasser und nicht zu hoher Temperatur) violet oder blau. Der zur Geltung kommende Farbenton ist aber nicht immer derselbe; verschiedene Stärkesorten, ja selbst die einzelnen Partien ein und desselben Amylumkornes färben sich nicht gleichartig. Die Stärke kann recht erhebliche Jodmengen (3—7% aufnehmen. Die Jodstärke ist aber nicht als eine chemische Verbindung von Amylum mit Jod aufzufassen, denn ihr fehlt ein wesentliches Merkmal einer chemischen Verbindung, nämlich die Aenderung der Naturbeschaffenheit der sich vereinigenden Substanzen. Die Jodstärke bildet sich vielmehr nur dadurch, dass sich die Jodmoleküle zwischen die Tagmen der Stärkekörner einlagern.

Die Stärkekörner in den Pflanzenzellen sind nicht immer einfach, sondern sehr oft ganz oder halb zusammengesetzt. Im ersteren Falle besteht das gesammte Amylumkorn aus mehreren Bruchkörnern, die durch Theilungsvorgänge entstanden sind, aber noch zusammenhalten. Die halb zusammengesetzten Stärkekörner sind dadurch charakterisirt, dass gewisse Schichten der ursprünglich einfachen Körner als solche bestehen bleiben und einzelne kleinere Amylumkörner umschliessen[1]).

§ 20. Die Zellhäute. — Die meisten Zellen der Pflanzen besitzen Zellmembranen, welche das Plasma umschliessen. Die Zellhäute sehr junger Zellen scheinen allein aus Zellstoff oder Cellulose und Wasser zu bestehen; später lagern sich mehr oder minder grosse Mineralstoffquantitäten in die Zellhäute ein. Die mit Wasser imbibirten Zellmembranen lassen, wie Nägeli[2]) eingehend gezeigt hat, Schichtungs- sowie Streifungserscheinungen hervortreten, welche, wie die Schichtung der Amylumkörner, auf einer verschiedenen Vertheilung von wasserärmerer und wasserreicherer Substanz zurückgeführt werden müssen.

Der Zellstoff der Zellmembranen wird fast von keiner Flüssigkeit (allein von der Kupferoxydammoniakflüssigkeit) aufgelöst. Nur wenige Zellmembranen färben sich mit Jod direct blau. Meistens ertheilt das Jod den Membranen eine gelbe oder bräunliche Färbung. Wenn man das Jod aber bei Gegenwart sogen. assistirender Substanzen (Schwefelsäure, Jodkalium, Chlorzink etc.) auf Zellhäute einwirken lässt, dann tritt allerdings ein blauer Farbenton hervor.

Der Zellstoff der Membranen kann in der Pflanze in Folge chemischer Prozesse verschiedene merkwürdige Veränderungen erfahren, wodurch, was insbesondere von physiologischem Interesse erscheint, Substanzen von eigenthümlichen physikalischen Eigenschaften entstehen.

---

[1]) Ueber die durch Intussusception bedingten Wachsthumserscheinungen der Stärkekörner und der organisirten pflanzlichen Gebilde überhaupt wird zweckmässig erst in der Physiologie des Wachsthumsprozesses gesprochen.

[2]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. bayr. Akadem. d. Wiss. 1864. B. I. pag. 297.

1. Cuticularisirung und Verkorkung. Die Cuticula überzieht mit Ausnahme der Wurzelspitzen die gesammte Oberfläche der höheren Gewächse. Das Korkgewebe tritt an älteren Pflanzentheilen oft in bedeutender Ausdehnung auf. In der Cuticula und dem Kork sind verschiedene Substanzen mit einander gemengt. Es scheint immer noch ein bestimmtes Quantum der Muttersubstanz, des Zellstoffes nämlich, vorhanden zu sein. Ferner begegnet man aber in der Cuticula sowie den Korkmassen Mineralstoffen, fett- und wachsartigen Verbindungen und namentlich erheblichen Cutin- resp. Suberinmengen. Diese letzteren Stoffe sind beträchtlich kohlenstoffreicher als die Cellulose und liefern höchst wahrscheinlich das Material zur Bildung jener fett- oder wachsartigen Substanzen, die häufig in grösseren Mengen an der Oberfläche der Cuticula abgeschieden werden.[1])

2. Die Verholzung. Jene in das Innere der verschiedenartigsten Holzelemente vorspringenden Verdickungsschichten verdanken einer eigenthümlichen Metamorphose des Zellstoffs ihre Entstehung. Bei der Verholzung bilden sich sehr wahrscheinlich mannigfaltige Produkte, die reich an Kohlenstoff sind, und zusammen als Ligninsubstanzen bezeichnet werden. Man kann dieselben durch Maceration des Holzes mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure von der noch vorhandenen Cellulose trennen. Diese letztere bleibt dabei erhalten, während die Ligninsubstanzen durch Oxydation völlig zerstört werden.

3. Die Verschleimung. Manche Zellen enthalten bedeutende Mengen von Pflanzenschleim oder Gummiarten, die in Berührung mit Wasser ganz ausserordentlich stark aufquellen und wenigstens in manchen Fällen (nicht immer) aus Zellstoff durch Degradationsprozesse entstanden sind. So erinnere ich hier an die Schleim- und Gummiarten der Epidermiszellen der Lein- und Quittensamen.[2]) Ebenso entstehen auch das Traganthgummi und das Arabin (unter völliger Verschleimung ganzer Gewebepartien) aus dem Zellstoff der Zellmembranen.[3])

§ 21. Die plasmatischen Gebilde. — Die plasmatischen Gebilde sind als die eigentlichen Träger des Lebens anzusehen, wie dies im dritten Abschnitte spezieller begründet werden soll. Zellen, die keine plasmatischen Massen mehr enthalten, sind als abgestorben zu betrachten. Die plasmatischen Gebilde treten in den Pflanzenzellen in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf, und zwar erscheint es zweckmässig, zwischen den lebensthätigen und lebensfähigen plasmatischen Gebilden zu unterscheiden.

Zu den ersteren gehört vor allen Dingen der eigentliche, Bewegungserscheinungen zeigende Protoplasmaleib der lebensthätigen, mehr oder minder wasserreichen Zellen. Ausserdem sind aber auch die Zellkerne, sowie die Plasmamassen der Chlorophyllkörper etc. hierher zu rechnen.

Diese plasmatischen Gebilde bestehen aus einem Gemenge verschiedener Körper. Die Tagmen der in Rede stehenden organisirten pflanzlichen Gebilde bestehen wesentlich aus eiweissartiger Substanz und sind im Stande, sehr viel Wasser festzuhalten. Die protoplasmatische Grundmasse in den lebensthätigen Zellen zeigt daher eine flüssigkeitsähnliche Beschaffenheit; sie ist aber keineswegs mit einer gewöhnlichen Flüssigkeit identisch. Neben den proteïnstoffartigen Körpern und dem Wasser sind, wie man auf Grund physiologischer Beobachtungen

[1]) Ueber das Wachs und Fett der Cuticula hat DE BARY (vergl. bot. Zeitung, 1871, pag. 129 etc.) sehr eingehende Untersuchungen angestellt.

[2]) Vergl. FRANK, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 5, pag. 161 und Journal f. prak. Chem. Bd. 95, S. 479.

[3]) Vergl. WIGAND, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 3, pag. 117.

schliessen darf, eine Reihe von stickstoffhaltigen sowie stickstofffreien organischen Körpern im Plasma in gelöster Form vorhanden. Ebenso fehlen Mineralstoffe niemals im Plasma, und es treten auch mehr oder minder leicht sichtbare körnige Gebilde (Stärkekörner, Fetttröpfchen etc.) in demselben auf.

Es kann an dieser Stelle nicht meine Aufgabe sein, auf die innere Differenzirung des Protoplasmaleibes der Pflanzenzellen näher einzugehen. Nur darauf möchte ich hinweisen, dass man heute immer mehr und mehr bemüht ist, einen Unterschied zwischen der hyalinen Hautschicht des Plasma und der Körnerschicht desselben zu constatiren. Die letztere zeichnet sich durch einen grossen Reichthum an kleinen Körnchen (wahrscheinlich Fetttröpfchen) aus; der ersteren fehlen diese körnigen Einlagerungen. Jede Partie eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer Hautschicht. Dieselbe, welche von PFEFFER[1]) im Gegensatz zum Körnerplasma auch als Hyaloplasma bezeichnet wird, besitzt nicht nur in morphologischer, sondern insbesondere in physiologischer Hinsicht ein grosses Interesse. Ich werde in dem Abschnitt über Stoffwanderung spezieller zeigen, dass verschiedene Körper (Zucker, Farbstoffe etc.), die allerdings im Stande sind, die Cellulosemembranen zu passiren, dennoch nicht als solche auf osmotischem Wege aus den lebenden Pflanzenzellen austreten können. Ebenso ist es ja bekannt, dass in der Vacuolenflüssigkeit der Zellen gelöste Farbstoffe etc., nicht in das Protoplasma eindringen.[2]) Das Körnerplasma kann unmöglich das eigenthümliche Verhalten des Protoplasmas bei osmotischen Prozessen bedingen, denn wenn in demselben in Folge strömender Bewegungen sogar jene erwähnten kleinen Körnchen translocirt werden, so müssen gelöste Stoffe noch viel leichter im Körnerplasma eine Ortsveränderung erfahren. Das Hyaloplasma ist daher unzweifelhaft als diejenige Region des Protoplasma anzusehen, welche in Folge ihres eigenthümlichen molekularen Baues das merkwürdige Verhalten desselben bei osmotischen Prozessen bedingt.

Als lebensfähige plasmatische Gebilde sind vor allen Dingen jene wasserarmen, spröden, brüchigen Inhaltsstoffe der Zellen ruhender Pflanzentheile, z. B. der Samen, anzusehen. Diese plasmatischen Gebilde zeigen zunächst noch keine Lebenserscheinungen, sie lassen dieselben aber erkennen, wenn die Samen mit Wasser in Berührung gelangen, und die Evolution des Embryo beginnt. In den Zellen der ruhenden Samen begegnet man einer plasmatischen Grundmasse, die mehr oder minder fettreich ist. In dieser Grundmasse liegen die Proteïnkörner eingebettet.[3]) Es liegt mir hier fern, auf den morphologischen Charakter derselben näher einzugehen; ich will nur erwähnen, dass dieselben, abgesehen von gewissen Einschlüssen, fast ausschliesslich aus Proteïnstoffen bestehen, und dass als Einschlüsse Krystalle von oxalsaurem Kalk, Globoïde sowie Krystalloïde auftreten. Diese letzteren, welche übrigens ebenso im lebensthätigen Protoplasma vorkommen, besitzen die Form wahrer Krystalle; sie unterscheiden sich aber wesentlich durch ihre Imbibitionsfähigkeit von denselben. Die Krystalloïde bestehen der Hauptmasse nach aus Proteïnstoffen.

---

1) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen 1877.

2) Todtes Protoplasma zeigt das hier angedeutete merkwürdige Verhalten nicht mehr.

3) Vergl. namentlich PFEFFER, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. B. 8, pag. 429.

Drittes Kapitel.

Die Zerstörung der Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

§ 22. Vorbemerkungen. — Die Molekularstructur der organisirten pflanzlichen Gebilde kann durch verschiedene äussere Einflüsse (Temperaturverhältnisse, Elektricität etc.) zerstört werden, und mit der Vernichtung derselben geht der Tod der Pflanzenzellen, resp. des gesammten vegetabilischen Organismus Hand in Hand. Das Wesen des Zerstörungsprozesses scheint niemals allein in einer einfachen Umlagerung der Tagmen der organisirten Gebilde zu bestehen, sondern es muss wohl immer auf eine mehr oder weniger vollständige Vernichtung der Tagmen selbst zurückgeführt werden. Wenn man wasserreiche Stärkekörner z. B. allmählich erwärmt, so verändern sich dieselben zunächst nicht augenfällig; bei etwa 60° C. aber erfolgt eine Verkleisterung derselben. Bereitet man sich eine grössere Quantität von Kleister und bringt die Masse auf ein Filter, so erhält man eine vollkommen klare Flüssigkeit als Filtrat, in dem mit Hülfe von Jod bedeutende Stärkemengen (Granulosemengen) nachgewiesen werden können. Man hat es hier, wie ich meine, mit einer wahren Lösung zu thun, und die Granulosetagmen der Amylumkörner müssen also in Folge des Quellungsprozesses bei der Verkleisterung in ihre Moleküle zerfallen sein. Ebenso scheinen die Tagmen (Lebenseinheiten) des Plasma unter dem Einflusse zu hoher, oder zu niedriger Temperaturen, überhaupt unter dem Einflusse ungünstiger Bedingungen, gänzlich zerstört zu werden[1]. Die Lebensthätigkeit der Pflanzenzellen, die ja in erster Linie auf eine normale Beschaffenheit des Plasma zurückgeführt werden muss, wird durch jene nachtheiligen Einflüsse völlig vernichtet, und namentlich spricht der Umstand, dass getödtete Pflanzenzellen keine Athmung mehr unterhalten[2], dafür, dass die Tagmen ihres Plasma gänzlich zerstört sind.

§ 23. Der Einfluss niederer Temperaturen auf die Pflanzenzellen. — Es ist ein Factum, welches nicht bestritten werden kann, dass das Wasser des Saftes krautiger Pflanzentheile bei niederer Temperatur zu Eis erstarrt. Uebrigens braucht diese Eisbildung nicht immer bereits bei 0° zu erfolgen, sondern sie wird sich häufig erst bei Temperaturen unter 0° geltend machen, weil die Anwesenheit verschiedener Körper in den Pflanzensäften sich nicht ohne Einfluss auf den Gefrierpunkt derselben erweist, und weil, wie vor allen Dingen zu betonen, Wassermoleküle, die durch Imbibitionskräfte in den Pflanzenzellen festgehalten werden, den bei der Eisbildung zur Geltung kommenden Krystallisationskräften einen energischen Widerstand entgegensetzen[3]. Dagegen haben ältere Physiologen wol die Ansicht ausgesprochen, dass das Wasser im Innern lebensfähiger, unversehrter Bäume nicht zu Eis erstarren könne. Diese Ansicht ist aber, wie bereits Erwägungen allgemeiner Natur ergeben, falsch, und sie darf zumal nicht mehr aufrecht erhalten werden, seitdem SCHÜBLER und GÖPPERT[4] das Vorhandensein von Eis im Innern von Bäumen zur Zeit des Winters thatsächlich constatirt haben.

---

[1] Uebrigens sei bemerkt, dass nach den Resultaten gewisser Beobachtungen behauptet werden muss, dass niedere Temperaturen an sich, selbst solche unter 0°, nicht immer den Tod der Pflanzenzellen und eine Zerstörung der Tagmen des Plasma derselben herbeiführen.

[2] Todte Pflanzenzellen können zwar in der Zeiteinheit sehr geringe Kohlensäuremengen ausgeben, aber die Prozesse, welche dies bedingen, haben mit der Pflanzenathmung nichts zu thun.

[3] Vergl. MÜLLER-THURGAU: Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880. H. 1.

[4] Vergl. GÖPPERT: Ueber die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen. Breslau. 1830. pag. 160.

Das Verhalten der Pflanzen niederen Temperaturen gegenüber ist ausserordentlich verschieden. Viele Gewächse (Moose, Flechten, aber auch höher organisirte Pflanzen, wie *Helleborus*-Arten, *Viscum album)* ertragen die strengste Kälte wie es scheint ohne Nachtheil. Andere Gewächse (zumal tropische Pflanzen) sollen nach HARDY[1]) bereits bei niederen Temperaturen, die noch über dem Gefrierpunkte des Wassers liegen, zu Grunde gehen[2]), und wenn dies richtig ist, so mögen manche Gewächse ebenso in Folge des Gefrierens ihrer Säfte an sich ihre Lebensfähigkeit einbüssen.

Von sehr grossem Interesse ist nun die Thatsache, dass viele Pflanzentheile durch Abkühlung auf Temperaturen unter 0° an sich nicht getödtet werden, und dass die gefrorenen Zellen ebenso in Folge nachträglichen langsamen Aufthauens nicht zu Grunde gehen, während schnelles Aufthauen sie dagegen vernichtet. SACHS[3]) hat z. B. Blätter von Runkelrüben, Raps, Kohl etc. bei — 4—6° C. gefrieren lassen und dann in Luft von + 2—3° C. oder in Wasser von 6—10° C. gebracht. Es zeigte sich, dass die Pflanzentheile zu Grunde gingen. Die erfrorenen, d. h. die durch Gefrieren und schnelles Aufthauen getödteten Untersuchungsobjecte, hatten ihren Turgor verloren, sie waren schlaff geworden und liessen den Zellsaft bei dem geringsten Druck austreten. Erfrorene Gewebemassen werden durchscheinend, die Säfte verschiedener Zellregionen mischen sich mit einander, und dadurch erfolgt eine rasche Zersetzung der Bestandtheile derselben. Erfrorene Pflanzentheile verändern ihre Farbe und vertrocknen schliesslich. Als SACHS die gefrorenen Blätter in Wasser von 0° sehr langsam aufthaute, gelang es ihm, dieselben am Leben zu erhalten. Ebenso wie die Blätter verhalten sich Kartoffelknollen und Rübenwurzeln. Die gefrorenen Knollen oder Wurzeln gehen in Folge langsamen Aufthauens nicht, wol aber nach schnellem Aufthauen zu Grunde. Experimentirt man mit rothen Rüben, so lässt sich bei der Ausführung der Untersuchungen noch ein interessantes Phänomen beobachten. Gesunde Zellen rother Rüben geben nämlich an Wasser von gewöhnlicher Temperatur, mit dem sie in Contact gerathen, kaum merkliche Farbstoffmengen ab. Erfrorene Zellen der Wurzeln lassen den Farbstoff hingegen in Berührung mit Wasser in Folge der Zerstörung des Hyaloplasma leicht fahren.

Neben der Thatsache, dass viele Pflanzentheile nicht durch das Gefrieren an sich, sondern erst in Folge der Art und Weise des Aufthauens getödtet werden, ist der fernere Umstand besonders für uns von Interesse, dass die Kälte um so weniger nachtheilig auf die Pflanzenzellen einwirkt, je wasserärmer dieselben sind. So ist es bekannt, dass die wasserarmen Winterknospen unserer Bäume sehr bedeutende Kältegrade ohne Nachtheil ertragen. Ebenso sind lufttrockene Samen in hohem Grade widerstandsfähig niederen Temperaturen gegenüber. GÖPPERT[4]) setzte lufttrockene oder angequollene Samen sehr verschiedener Pflanzenspezies Temperaturen von — 25 bis — 40° C. aus. Die ersteren hatten nach Abschluss der Versuche ihre Keimfähigkeit nicht eingebüsst, während die wasserreicheren Untersuchungsobjecte sämmtlich zu Grunde gegangen waren. Zu ähn-

[1]) Vergl. HARDY, Botan. Zeitung. 1856. pag. 202.

[2]) Allerdings sollen nach H. DE VRIES niedere Temperaturen über 0° an sich das Leben der Pflanzen niemals gefährden. Dennoch scheinen mir die Angaben HARDY's noch nicht völlig widerlegt zu sein.

[3]) Vergl. SACHS, Versuchsstationen. Bd. 2, pag. 177 und Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen; pag. 59.

[4]) Vergl. GÖPPERT, Wärmeentwicklung. pag. 49.

lichen Resultaten gelangte ich unter Benutzung der Früchte von *Triticum vulgare*[1])[2]).

Bei dem Bestreben, die Ursachen zu ermitteln, welche den nachtheiligen Wirkungen des Frostes auf Pflanzenzellen zu Grunde liegen, dachte man wol zuerst daran, die gesammten Erscheinungen auf die Ausdehnung des Wassers bei der Eisbildung zurückführen zu können. Man kann sich vorstellen, dass die Volumenzunahme, welche der Zellinhalt beim Gefrieren erleidet, ein Zerreissen der Hautschicht des Plasma sowie der Zellmembranen bedingt, und dass diese Vorgänge ihrerseits den Tod der Pflanzen herbeiführen. Wenn der Inhalt vieler Zellen plötzlich zu Eis erstarrt, so mögen in der That unter Umständen derartige Prozesse, wie wir solche soeben erwähnten, zur Geltung kommen, aber die Resultate der Untersuchungen NÄGELI's[3]) sowie Erwägungen allgemeiner Natur führen zu dem Schlusse, dass das Gefrieren der Pflanzentheile in der Regel nicht von einem Zerreissen der Zellmembranen etc. begleitet sein kann. Wenn überdies Pflanzentheile in Folge der Frostwirkung an sich nicht, sondern erst in Folge eines zu schnellen Aufthauens zu Grunde gehen, so kann von einem Zerreissen der Membranen ihrer Zellen überhaupt gar nicht die Rede sein. Eine einigermassen klare Vorstellung kann man sich über die Ursachen der Frostwirkungen auf Pflanzenzellen bilden, wenn man gewisse Verhältnisse, auf die von SACHS[4]) hingewiesen worden ist, näher ins Auge fasst.

Wenn man nämlich Stärkekleister oder geronnenes Eiweiss gefrieren und wieder aufthauen lässt, so erhält man Massen, in denen die molekulare Anordnung des Wassers und der festen Substanz eine wesentlich andere als vor dem Gefrieren geworden ist. Es zeigt sich, dass man es jetzt nicht mehr mit homogenen Gemischen von Wasser mit Amylum, resp. Eiweiss zu thun hat; vielmehr haben sich die Stärke- und Eiweissmoleküle in Folge des Gefrierens derartig zusammengruppirt, dass sie jetzt ein aus festen Partikeln bestehendes Netzwerk repräsentiren, in dessen Maschen sich das Wasser bewegt. Beim Gefrieren der Pflanzen, so dürfen wir annehmen, machen sich nun ganz ähnliche Vorgänge wie beim Gefrieren des Stärkekleisters etc. geltend. Die normale Anordnung der Tagmen und der Wasserhüllen organisirter Gebilde wird durch die niederen Temperaturen gänzlich modificirt. Ein Theil des Wassers des Zellsaftes sowie das von den Zellmembranen und dem Plasma imbibirte Wassers trennt sich von dem saftigen Pflanzengewebe und wird bei langsamem Gefrieren oft in bedeutenden Mengen in Form von Eiskrusten, die aus dicht gedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, an der Oberfläche desselben abgeschieden. Die Eiskrystalle wachsen an ihrer Basis, während das Pflanzengewebe sich nach Maassgabe des Wasserverlustes zusammenzieht und seinen Turgor verliert[5]). Wenn das Aufthauen gefrorener Pflanzentheile langsam stattfindet, so kann die gesammte in Folge des Aufthauens entstehende Wassermenge aufs Neue von den Pflanzenzellen aufgenommen werden; der Zellsaft nimmt seine ursprünglichen Concen-

---

[1]) Vergl. DETMER, WOLLNY, Forschungen auf d. Gebiete d. Agriculturphysik. B. 2. H. 1.

[2]) Besonders unempfindlich niederen Temperaturen gegenüber sind, selbst im wasserreichen Zustande, ölreiche Samen. Vergl. TAUTPHÖUS, Ueber die Keimung d. Samen. Inaugural-Dissertat. München 1876. pag. 65.

[3]) Vergl. NÄGELI, Sitzungsber. d. k. bayr. Akadem. d. Wiss. 1861. Bd. 1. pag. 267.

[4]) Vergl. SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. pag. 60.

[5]) Vergl. Spezielleres bei SACHS, Berichte d. k. sächsischen Gesellsch. d. Wiss., 1860 und Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 703.

trationsverhältnisse wieder an, Protoplasma und Zellmembranen kehren wieder in den normalen Imbibitionszustand zurück, und das Leben des Pflanzentheiles bleibt erhalten, wenn dasselbe nicht schon durch das Gefrieren an sich vernichtet worden war. Bei sehr schnellem Aufthauen gefrorener Pflanzentheile kann das sich bildende Wasser nicht schnell genug von den Zellen aufgenommen werden. Die normalen Concentrations- und Imbibitionszustände der Zellen werden nicht wieder hergestellt, und dies führt in vielen Fällen den Tod der Pflanzen herbei[1]. Die hier geltend gemachten Anschauungen erklären auch die Thatsache, weshalb wasserreiche Pflanzentheile in Folge der Frostwirkung mehr als wasserarme leiden. Die Krystallisationskräfte können den Tagmen der ersteren das Wasser nämlich offenbar viel leichter entziehen als denen der letzteren, und somit erfahren wasserreiche Zellen unter dem Einflusse des Frostes viel weitergehende Veränderungen als wasserärmere.

§ 24. **Der Einfluss höherer Temperaturen auf die Pflanzenzellen.** — Aus seinen eingehenden Untersuchungen über den Einfluss höherer Temperaturen auf saftige Pflanzentheile (Blätter etc.) zieht SACHS[2] den Schluss, dass die Zellen derselben zu Grunde gehen, wenn sie kurze Zeit lang (10 bis 20 Minuten) in Luft von etwa 51° C. verweilen,[3] während 2—3° C. tiefer liegende Temperaturen selbst längere Zeit hindurch ohne Nachtheil ertragen werden.[4] Wenn das die saftigen Pflanzentheile umgebende Medium nicht Luft, sondern Wasser ist, so gehen dieselben, wie SACHS ebenfalls constatirt, viel leichter zu Grunde. Ein 10 Minuten langes Verweilen von Blättern in Wasser von 45 bis 46° C. führt den Tod derselben herbei.

Ebenso wie die Pflanzen niedere Temperaturen weit leichter ertragen, wenn sie wasserarm sind, leiden sie auch unter dem Einfluss höherer Temperaturen weit weniger, wenn sie arm an Feuchtigkeit sind, als dann, wenn ihr Gewebe von Wasser durchtränkt wird. Die Resultate der bekannten auf Anregung von SACHS von H. FIEDLER[5] durchgeführten Experimente lassen das berührte Verhältniss in ein helles Licht treten. Die Untersuchungen sind mit lufttrockenen und mit angequollenen Samen angestellt worden. Dieselben blieben der höheren Temperatur eine Stunde lang ausgesetzt und wurden dann auf ihre Keimfähigkeit geprüft.

100 Stück lieferten Keime, die über die Erde kamen.[6]

	lufttrockener Samen				gequollener Samen			
	Nicht erhitzt	57—58° C.	64—65° C.	74° C.	Nicht erhitzt	49—50° C.	53—54° C.	54—55° C.
Erbsen	88	—	75	1	96	75	20	
Gerste	96	98	6		90	3		
Mais	100	90	25		88	2		

[1]) Mit den hier zuletzt erwähnten Prozessen geht gewiss eine völlige Zerstörung der Lebenseinheiten des Plasma Hand in Hand.

[2]) Vergl. SACHS, Flora. 1864. No. 1 etc.

[3]) Uebrigens ist zu bemerken, dass die Pflanzentheile in dieser kurzen Zeit wahrscheinlich nicht genau die Temperatur der sie umgebenden Luft annehmen.

[4]) Verweilen Pflanzen aber recht lange, z. B. viele Stunden, in einem Raume, in welchem eine Temperatur von 48—49° C. herrscht, so gehen sie zweifelsohne zu Grunde.

[5]) Vergl. SACHS, Experimentalphysiologie. S. 66.

[6]) Die leeren Felder in der Tabelle sollen anzeigen, dass die entsprechenden Samen des Versuchs nicht gekeimt haben.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass Samen, wenn man ihnen das Wasser, welches sie im lufttrockenen Zustande noch enthalten, künstlich möglichst vollständig entzieht, Temperaturen zwischen 120—125° C. noch vertragen.[1] Diese hohen Temperaturgrade schädigen die Samen allerdings bis zu einem bestimmten Grade meistens, aber sie vernichten die Keimfähigkeit derselben doch nicht vollständig. Trockene Pilzsporen können ebenso, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüssen, auf Temperaturen über 100° C. erhitzt werden.

Die Ursachen, welche bedingen, dass Pflanzentheile unter dem Einflusse höherer Temperaturen zu Grunde gehen, sind noch keineswegs genau erforscht. Auf jeden Fall bewirkt die Wärme eine mehr oder weniger vollständige Zerstörung der Molekularstructur der organisirten Zellbestandtheile, und es ist von vornherein ersichtlich, dass wasserreiche Pflanzentheile unter dem Einflusse höherer Wärmegrade mehr leiden werden als wasserarme. Vor allen Dingen wird sich die Wirkung höherer Temperaturen zunächst auf das wasserreiche Plasma erstrecken. In sehr vielen Fällen führt schon der einfache Gerinnungsprozess der in den Pflanzenzellen vorhandenen Eiweissstoffe den Tod derselben herbei, und bei der Beurtheilung der bezüglichen Verhältnisse ist nicht zu übersehen, dass die Temperatur, bei der die Coagulation der Eiweissstoffe erfolgt, wesentlich abhängig ist von den Concentrationsverhältnissen des Zellsaftes sowie von der Gegenwart oder Abwesenheit anderweitiger Substanzen. Uebrigens braucht der Tod selbst sehr wasserreicher Zellen unter dem Einflusse höherer Temperaturen durchaus nicht immer Hand in Hand mit einer Coagulation der Proteïnstoffe zu gehen, denn man ist berechtigt, anzunehmen, dass die höheren Wärmegrade an sich, indem durch sie die Bewegung der Atome in den Lebenseinheiten des Plasma übermässig gesteigert wird, eine völlige Vernichtung derselben und damit das Absterben der Pflanzenzellen herbeizuführen vermögen.

§ 25. Der Einfluss der Elektricität auf die Pflanzenzellen. — Schwächere elektrische Ströme (constante Ströme und Inductionsströme) üben keinen besonders nachtheiligen Einfluss auf die Pflanzen aus; starke elektrische Ströme vernichten aber die Lebensfähigkeit derselben. Man hat sich zumal bemüht, die Wirkungen, welche die Elektricität auf die Bewegungserscheinungen des Plasma geltend macht, zu studiren, und JÜRGENSEN[2] gelangte z. B. bei bezüglichen Untersuchungen zu folgenden Resultaten. Schwache elektrische Ströme bringen auf die Bewegung des Plasmas in den Zellen des Blattgewebes von *Vallisneria spiralis* keine sichtbaren Wirkungen hervor. Stärkere Ströme verursachen eine Verlangsamung der Bewegung; bei längerer Dauer der Versuche Stillstand derselben. Wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her. Hat die Bewegung des Plasmas aber völlig aufgehört, so macht sie sich selbst nach sofortigem Oeffnen der Kette nicht wieder geltend. Sehr intensive elektrische Ströme führen sofortigen dauernden Stillstand der Bewegung des Plasmas in den Zellen herbei. Inducirte Ströme wirken ähnlich wie constante auf das Plasma der *Vallisneria*-Zellen ein.[3]

[1] Man vergl. zumal die Angaben von JUST (botan. Zeitung, 1875, pag. 52) und von HOHNEL (wissenschaftl.-praktische Untersuchungen auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues, herausgegeben v. F. HABERLANDT. Bd. 2, pag. 77).

[2] Man vergl. SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl., pag. 737.

[3] Ueber den Einfluss der Elektricität auf das Plasma vergl. man auch die Angaben von KÜHNE (Unters. über d. Protoplasma. 1864, pag. 79 etc.) und VELTEN (Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. zu Wien. 1876. Bd. 73, Aprilheft).

§ 26. **Der Einfluss verschiedener Substanzen auf die Pflanzenzellen.** — In der botanischen Literatur begegnet man häufig der Angabe, dass bestimmte Stoffe in hohem Grade giftig auf die Pflanzenzellen einwirken, d. h. die Lebensfähigkeit derselben bedeutend deprimiren oder gar völlig vernichten. In der That sind solche Angaben als der Ausdruck richtiger Beobachtungen anzusehen, aber es muss bemerkt werden, dass die Untersuchungen über die giftigen Wirkungen verschiedener Stoffe auf die Pflanzen im Allgemeinen bis jetzt in wenig exacter Weise durchgeführt worden sind.[1])

Säuren, zumal Schwefelsäure, rufen im sehr verdünntem Zustande zwar eine lebhaftere Quellung organisirter Gebilde als reines Wasser hervor, aber vernichten dieselben doch nicht. Concentrirtere Säuren bedingen ausserordentlich lebhafte Quellungserscheinungen und führen eine Zerstörung der Molekularstructur vegetabilischer Gebilde herbei. Völlig concentrirte Schwefelsäure wirkt natürlich chemisch verändernd auf alle pflanzlichen Gebilde ein. Kalilösung veranlasst im Contact mit organisirten pflanzlichen Gebilden lebhafte Quellung derselben, aber die Erscheinungen, welche sich in Folge dessen geltend machen, sind in mehr als einer Hinsicht verschieden von denjenigen, welche mit der durch Säuren bedingten Quellung Hand in Hand gehen.

In verschiedenem Grade, aber unzweifelhaft giftig wirken ferner Oxalsäure, Gerbsäure, Chlornatrium, schwefelsaures Kupferoxyd, Quecksilberchlorid, Carbolsäure, ätherische Oele[2]) etc. auf Pflanzenzellen ein; indessen bleibt es erst ferneren Untersuchungen vorbehalten, die Erscheinungen, welche sich geltend machen, wenn jene genannten sowie weitere Stoffe mit Pflanzen in Contact gerathen, näher festzustellen und die den auftretenden Phänomenen zu Grunde liegenden Ursachen zu ermitteln. Metallsalze (Kupfer- und Quecksilbersalze) vernichten die Lebensfähigkeit der Pflanzenzellen offenbar, indem sie zur Entstehung von Metallverbindungen der vorhandenen Eiweissstoffe Veranlassung geben. Häufig ist es aber sehr schwierig, den Grund für die nachtheilige Wirkung dieses oder jenes Körpers auf Pflanzenzellen anzugeben, und nach NÄGELI[3]) ist die erwähnte toxicologische Wirkung der ätherischen Oele auf Pflanzenzellen z. B. Folge einer Contactwirkung der organischen Stoffe auf das lebendige Plasma.

§ 27. **Der Einfluss mechanischer Eingriffe auf die Pflanzenzellen.** — Druck, Stoss, Zerrung von geringer Intensität wirken nicht nachtheilig, weil die an den Pflanzen hervorgerufenen Veränderungen sich wieder ausgleichen können. Werden Amylumkörner oder Plasmamassen in einzelne Stücke zerschnitten, so bedingt die Operation noch keineswegs eine Zerstörung der Molekularstructur der organisirten Gebilde. Bruchstücke von Stärkekörnern verhalten sich dem polarisirten Lichtstrahl gegenüber z. B. genau so wie unversehrte Amylumkörner. Stücke eines Myxomycetenplasmodiums können selbständig weiter leben. Völlige Zerstörung der Pflanzentheile wird erst durch Zerreiben derselben herbeigeführt. Die Gruppirung der Tagmen unter einander wird dadurch völlig modificirt, und nun treten häufig secundäre Folgen, chemische Veränderungen der Zellbestandtheile auf, die dazu beitragen, die Vernichtung der organisirten Pflanzengebilde zu einer recht vollständigen zu machen.

---

[1]) Dies tritt namentlich deutlich hervor, wenn man die umfänglichen Zusammenstellungen NOBBE's (vergl. dessen Handbuch d. Samenkunde, pag. 254) über den Einfluss verschiedener Körper auf Samen durchgeht.

[2]) Vergl. NOBBE, Versuchsstationen. Bd. 21. pag. 449.

[3]) Vergl. NÄGELI, Theorie d. Gährung. 1879. pag. 85.

§ 28. Die Veränderungen der Pflanzenzellen mit zunehmendem Alter. — Die meisten plasmareichen Pflanzenzellen haben als solche nur eine relativ beschränkte Lebensdauer. Wenn die Zellen dagegen, ohne ihre Lebensfähigkeit direkt einzubüssen, in den lufttrockenen Zustand übergehen können, wie dies namentlich für die Zellen der Samen gilt, so vermögen sie in vielen Fällen sehr lange Zeit hindurch im lebensfähigen Zustande zu verharren. Es sind Fälle sicher bekannt, dass Samen viele Jahre lang, ja selbst Jahrhunderte lang ihre Keimfähigkeit bewahrt haben,[1]) und vor allen Dingen müssen die Samen, wenn sie lange keimfähig bleiben sollen, vor dem nachtheiligen Einflusse der Feuchtigkeit geschützt werden. FR. HABERLANDT[2]) constatirte z. B., dass neun Jahre alte Weizenkörner, die im lufttrockenen Zustande aufbewahrt worden waren, nicht mehr keimten, während Proben derselben Weizenfrucht, die neun Jahre lang bei 50—60° aufbewahrt worden waren, sich noch zu 70% keimfähig erwiesen. Ueberdies hat der zuletzt genannte Beobachter — was von anderer Seite ebenfalls bestätigt worden ist — gefunden, dass die Keimfähigkeit der Samen mit zunehmendem Alter derselben sinkt, bis sie schliesslich gleich Null wird. Viele Samen sind in Folge der Beschaffenheit des Gewebes ihrer Testa in hohem Grade vor den nachtheiligen Wirkungen der Feuchtigkeit geschützt, und diese Samen werden gewiss in erster Linie sehr lange Zeit hindurch keimfähig bleiben. Aber es ist sehr wohl möglich, dass jeder Same, mag derselbe selbst unter den günstigsten Verhältnissen aufbewahrt werden, allein in Folge von Umlagerungen der Atome der organisirten Zellengebilde, seine Lebensfähigkeit mit der Zeit völlig verliert.

Viertes Kapitel.

Elementare Molekularvorgänge in den Pflanzenzellen.

§ 29. Der Imbibitionsprozess. Wir können von der Voraussetzung ausgehen, dass sich bei dem Prozesse der Auflösung eines Körpers in einem andern Medium die Moleküle der zu lösenden Substanz und diejenigen des Lösungsmittels vollkommen mit einander vermischen. In einer wahren Lösung existirt demnach eine vollkommen gleichartige Vertheilung der Moleküle der in Betracht kommenden Substanzen. Im schroffen Gegensatz zu dem Verhalten der in irgend einer Flüssigkeit löslichen Körper steht das Verhalten solcher Substanzen, die als unlöslich bezeichnet werden müssen. Wir dürfen annehmen, dass die Anziehungskräfte, welche zwischen den Molekülen derselben zur Geltung kommen, viel bedeutender sind, als diejenigen, welche von Seiten der Flüssigkeitstheilchen auf die Moleküle des unlöslichen Körpers ausgeübt werden. Aus diesem Grunde wird die Lage der Moleküle eines unlöslichen Körpers im Contact mit einer Flüssigkeit nicht modificirt.[3])

Von den hier berührten Erscheinungen wol zu unterscheiden ist das Phäno-

---

[1]) Man vergl. zumal die Angaben von NOBBE (Handbuch d. Samenkunde, pag. 368) und diejenige von ERNST (botan. Zeitung, 1876, No. 3).

[2]) Vergl. F. HABERLANDT, JUST's botanischer Jahresbericht. 1873. pag. 259.

[3]) Ich brauche hier wol kaum darauf hinzuweisen, dass viele Körper, die in einer bestimmten Flüssigkeit löslich sind, von anderen Flüssigkeiten nicht gelöst werden, und dass manche Substanzen nicht als in einer gegebenen Flüssigkeit unlösliche, sondern nur als schwer lösliche zu bezeichnen sind.

men der Imbibition, und es ist, um das Wesen des Imbibitionsprozesses richtig beurtheilen zu können, vor allen Dingen wichtig, sich an jene Vorstellungen zu erinnern, welche wir uns, zumal auf Grund der Untersuchungen NÄGELI's, über die Molekularstructur vegetabilischer Körper gebildet haben. Als imbibitionsfähige Körper sind nämlich solche aus Tagmen bestehende Gebilde aufzufassen, welche im Contact mit Flüssigkeiten begrenzte Quellung zeigen.

Wir stellen uns vor, dass die Tagmen imbibitionsfähiger Gebilde, so lange dieselben sich im trockenen Zustande befinden, einander unmittelbar berühren. Gelangen die imbibitionsfähigen Körper aber mit Flüssigkeiten in Berührung, so dringen die Flüssigkeitsmoleküle zwischen die Tagmen ein und entfernen dieselben mehr oder weniger von einander. Das Zustandekommen des Imbibitionsprozesses muss also mit einer Volumenzunahme der quellenden Substanz verbunden sein, und in der That ist leicht zu constatiren, dass pflanzliche Gebilde (einzelne Stärkekörner, Stücke von Zellmembranen, Samen, Holzmassen), wenn sie im trockenen Zustande mit Wasser in Contact gelangen, ihr Volumen vergrössern. Häufig lässt sich überdies feststellen, dass die Wassereinlagerung nach verschiedenen Richtungen hin nicht in derselben Weise erfolgt. Da die Wassermoleküle, um zwischen die Tagmen einzudringen, dieselben von einander entfernen müssen, so ist der Imbibitionsprozess offenbar mit einer Arbeitsleistung verbunden. Andererseits darf allerdings nicht übersehen werden, dass bei dem Zustandekommen der Imbibition in Folge von Flüssigkeitsverdichtung Wärme frei wird.

Wenn der Prozess der Quellung zum Abschluss gelangt ist, wenn die in Folge der Quellung hervorgerufene Volumenzunahme der imbibitionsfähigen Gebilde ihr Maximum erreicht hat, so bestehen immer noch Attractionskräfte zwischen den einzelnen Tagmen. Dies Verhältniss erscheint für die Beurtheilung des Wesens der Imbibition von besonderer Bedeutung.[1])

Ich will hier noch betonen, dass übrigens nicht alle aus Tagmen bestehenden Gebilde imbibitionsfähig zu sein brauchen. Man kann sich vorstellen, dass Syntagmen existiren, deren einzelne Tagmen einander so lebhaft anziehen, dass bestimmte Flüssigkeiten nicht im Stande sind, zwischen dieselben einzudringen, und andererseits ist es möglich, dass es Syntagmen giebt, deren Tagmen ausserordentlich geringe Anziehungskräfte auf einander geltend machen, und in Folge dessen selbst in Contact mit kaltem Wasser jene Erscheinung, welche in der Anmerkung als unbegrenzte Quellung bezeichnet worden ist, hervortreten lassen. Im weitesten Sinne des Wortes könnte man nun sämmtliche Syntagmen, mögen sie sich in Berührung mit Flüssigkeiten in dieser oder jener Weise verhalten, als organisirte Gebilde ansehen. Vom physiologischen Standpunkte aus erscheint es aber geboten, lediglich diejenigen Syntagmen als organisirte Gebilde zu bezeichnen, welche in Berührung mit Wasser von gewöhnlicher Temperatur begrenzter Quellung fähig sind. Die bereits näher betrachteten pflanzlichen Körper (Stärkekörner, Zellhäute und plasmatische Gebilde) ver-

---

[1]) Wol zu unterscheiden von den hier erwähnten Imbibitionsprozessen sind jene Vorgänge, welche durch das Zustandekommen unbegrenzter Quellung charakterisirt werden. Wenn Gummiarten und Pflanzenschleim mit Wasser in Contact gelangen, so erfolgt eine ausserordentlich lebhafte Quellung. Die Theilchen der Gummi- oder Schleimmassen üben schliesslich keine in Betracht kommenden Anziehungskräfte mehr auf einander aus, und hierdurch ist die zu Stande kommende Erscheinung der unbegrenzten Quellung ganz wesentlich von derjenigen, welche als begrenzte Quellung bezeichnet werden muss und durch den Imbibitionsvorgang bedingt wird, verschieden.

halten sich in der That in der soeben angegebenen Weise und müssen deshalb als organisirte Gebilde gelten.

§ 30. Die Flüssigkeitsdiffusion und die Osmose. In den Gewächsen sind bekanntlich viele Ursachen thätig, welche die Concentrationsverhältnisse der Pflanzensäfte modificiren. Die dadurch hervorgerufenen Gleichgewichtsstörungen suchen sich immer wieder auszugleichen, und dies geschieht durch Diffusionsvorgänge sowie osmotische Prozesse.

Wenn zwei Flüssigkeiten von verschiedener chemischer Beschaffenheit mit einander in Berührung gelangen, so machen sich sehr häufig Diffusionserscheinungen geltend, d. h. die Flüssigkeiten mischen sich mit einander. Dies erfolgt bereits, wenn die Anziehungskraft zwischen den Molekülen der einen Flüssigkeit nicht so energisch als diejenige Anziehungskraft ist, welche die Moleküle der zweiten Flüssigkeit auf jene der ersten ausüben. Der Verlauf des Diffusionsprozesses erweist sich abhängig von den specifischen Anziehungskräften, welche die Moleküle der Flüssigkeiten auf einander geltend machen, von der Molekulargeschwindigkeit der Flüssigkeitstheilchen, sowie von den Concentrations- und Temperaturverhältnissen der Lösungen. Viel complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Flüssigkeitsschichten sich nicht, wie es bei der gewöhnlichen Diffusion der Fall ist, unmittelbar berühren, sondern durch eine Scheidewand (Membran) von einander getrennt sind. Die in diesem Falle hervortretenden Erscheinungen der Osmose sind nicht allein abhängig von den oben angeführten Momenten, sondern der Verlauf der zu Stande kommenden Prozesse wird jetzt überdies wesentlich von den specifischen Anziehungskräften beeinflusst, welche die Membrantheilchen auf die Flüssigkeitsmoleküle ausüben, und die Natur der Membran ist schon aus diesem Grunde, wie bekannt, von grosser Bedeutung für den Verlauf der osmotischen Prozesse. Um den Prozess der Osmose genauer zu erforschen, hat man sich namentlich aus Schweinsblase oder Pergamentpapier angefertigter Membranen bedient.[1]) Die gewonnenen Resultate dürfen allerdings nicht ihrem gesammten Umfange nach unmittelbar auf das Verhalten der Cellulosemembranen vegetabilischer Zellen übertragen werden, aber es kann dennoch behauptet werden, dass die Zellhaut sich bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse in den Pflanzen ganz ähnlich wie jene künstlichen Membranen bei der Ausführung rein physikalischer Experimente verhalten wird. Dies ist um so wahrscheinlicher, als ich in der That constatiren konnte, dass gewisse Stoffe, wie z. B. Traubenzucker, die im Stande sind, Membranen von vegetabilischem Pergament zu passiren, ebenso die Fähigkeit besitzen, in Zellmembranen einzudringen. Andere Körper, z. B. Eiweisssubstanzen, vermögen weder künstliche noch natürliche Membranen zu durchwandern.

Es ist nun aber mit Nachdruck zu betonen, dass die Cellulosemembran durchaus nicht als einzige Schicht der lebenden Zellen anzusehen ist, welche den Verlauf der osmotischen Prozesse in denselben bestimmt. Es ist bereits früher betont worden, dass das Plasma im normalen Zustande an seinen freien Flächen von einer Schicht begrenzt wird, die man als Hautschicht oder Hyaloplasma bezeichnet, und es ist heute als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass das Hyaloplasma eine äusserst wichtige Rolle bei dem Zustandekom-

[1]) Die Theorie der osmotischen Prozesse ist namentlich von Brücke (vergl. Poggd. Annal., Bd. 58, pag. 77) und Fick (vergl. Poggd. Annal., Bd. 94, pag. 59 und medicinische Physik, 2. Auflage, 1866, pag. 59) entwickelt worden.

men osmotischer Prozesse im vegetabilischen Organismus spielt. Manche Substanzen, Traubenzucker, viele Farbstoffe etc., sind, wie ich ebenfalls constatiren konnte, nicht im Stande in das Plasma der Zellen einzudringen oder den Zellsaft der Vacuolen, welcher sie in Lösung enthält, zu verlassen, und diese Erscheinungen werden nur erklärlich, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, dass bestimmte Regionen des Plasma, eben die Hautschichten desselben, das osmotische Verhalten jener Körper bestimmen.[1]) Soll demnach eine Substanz aus einer Pflanzenzelle in eine andere übergehen, so muss dieselbe im Stande sein, sowol die Cellulosemembranen der Zellen als auch das Hyaloplasma derselben zu passiren. Manche Körper (Traubenzucker, Farbstoffe) sind zwar im Stande, der ersteren Forderung Genüge zu leisten, aber da sie die Hautschicht des Plasma nicht durchdringen können, so werden sie dennoch nicht als solche auf rein osmotischem Wege aus einer Pflanzenzelle in eine benachbarte translocirt.

Kommt es darauf an, sich eine Vorstellung über die Wirkung des Hyaloplasma bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse zu bilden, so erscheint es von Bedeutung, auf die Eigenschaften der von TRAUBE[2]) und PFEFFER[3]) dargestellten Niederschlagsmembranen Rücksicht zu nehmen. Wenn z. B. Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxyd und Ferrocyankalium in geeigneter Weise mit einander in Berührung gelangen, so entsteht an der Contactfläche der Flüssigkeiten eine Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer. Die Niederschlagsmembranen zeigen allerdings — wie mit Nachdruck zu betonen ist — durchaus nicht in jeder Beziehung dasselbe Verhalten wie die Hautschicht des Plasma, aber sie sind derselben doch unzweifelhaft vergleichbarer als die gewöhnlich bei dem Studium der Osmose benutzten Membranen von Schweinsblase oder vegetabilischem Pergament, und dies zeigt sich unmittelbar darin, dass viele Körper, welche die Hautschicht des Plasma nicht oder nur sehr schwierig zu passiren vermögen (Traubenzucker, Dextrin, Mineralstoffe), jene Niederschlagsmembranen ebenfalls nicht oder nur in geringen Quantitäten durchwandern können.

§ 31. Der Turgor. Die in den Pflanzenzellen, speciell im Protoplasma vorhandenen Körper ziehen das Wasser mehr oder minder lebhaft an. Die Zellen nehmen also aus ihrer Umgebung Wasser auf. Dieses Wasser füllt nicht nur den von der Zellhaut umschlossenen Raum der Zellen einfach aus, sondern es führt sogar häufig eine Erweiterung desselben herbei. Wenn die Inhaltsstoffe der Zellen nämlich mehr und mehr Flüssigkeit von aussen aufsaugen, so wird der Zellinhalt einen allmählich lebhafter werdenden Druck auf die Hautschicht des Plasma und die Zellmembran geltend machen. Diese Schichten werden lebhaft vom Zellinhalt gedehnt, das Hyaloplasma legt sich der Zellmembran dicht an, und die Zelle befindet sich im Zustande des Turgors, sie turgescirt. Die Grösse dieses Turgors, die Turgorausdehnung, ist offenbar abhängig von zwei Momenten. Einerseits nämlich von der Grösse der Turgorkraft, d. h. von der Grösse des Drucks, den der Zellinhalt auf die gespannten Zellenschichten ausübt, und der wesentlich abhängig ist von der osmotischen Saugkraft des Zell-

[1]) Ueber die hier berührten Verhältnisse sind zu vergleichen: HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, pag. 4; H. DE VRIES, Archives Néerlandaises, 1871, T. 6; DETMER, Journal für Landwirthschaft, 27. Jahrgang, pag. 361.

[2]) Vergl. TRAUBE, Botanische Zeitung, 1875, pag. 56. TRAUBE hat bereits im Jahre 1867 Untersuchungen über Niederschlagsmembranen im Archiv für Anatomie und Physiologie von DU BOIS-REYMOND und REICHERT mitgetheilt.

[3]) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. 1877.

inhaltes, andererseits von dem Widerstande, den die gespannten Zellschichten (Hyaloplasma und Cellulosemembran) der Turgorkraft entgegensetzen. Eine sich mit Wasser in Berührung befindende Zelle vergrössert ihr Volumen so lange, bis sich die durch die osmotische Saugkraft des Zellinhaltes hervorgerufene Turgorkraft und die Elasticität der gedehnten Zellenschichten das Gleichgewicht halten. Eine Steigerung der Turgorausdehnung kann jetzt nur eintreten, wenn die Turgorkraft durch irgend welche Ursachen erhöht wird, oder wenn der Widerstand der gespannten Zellenschichten abnimmt. Nach dem Gesagten ist es klar, dass nur geschlossene Zellen turgesciren können. Zellen, deren Wandungen mit wirklichen Löchern versehen sind, können nicht in den Zustand der Turgescenz übergehen. Ueberdies ist auch zu bemerken, dass für das Zustandekommen einer normalen Turgescenz der Zellen die Hautschicht des Plasma durchaus unentbehrlich ist, denn die Cellulosemembran allein würde dem vom Zellinhalt ausgeübten Druck einen viel zu geringen Filtrationswiderstand entgegensetzen, als dass die Erscheinung des Turgors zu Stande kommen könnte.[1])

§ 32. Die Filtration. Wenn die Turgorkraft der Zellen nicht übermässig gross ist, so setzen die gespannten Schichten der Zellen diesem Druck einen hinreichenden Widerstand entgegen, um den Austritt von Flüssigkeit aus den Zellen zu verhindern. Steigt aber die Turgorkraft bedeutend, so kann der Widerstand der gespannten Zellenschichten überwunden und ein Theil der Flüssigkeit des Zellinhaltes durch die gespannten Schichten nach aussen filtrirt werden. Da der Zellsaft nicht aus reinem Wasser besteht, sondern eine Lösung sehr verschiedener Stoffe repräsentirt, so ist klar, dass in Folge der Filtrationsvorgänge aus den Zellen Lösungen austreten müssen. Diese Lösungen besitzen aber durchaus nicht die nämliche Concentration wie der Zellsaft, denn man hat ermitteln können, dass die Substanz der Membranen, durch welche man Flüssigkeiten künstlich hindurchfiltrirt, nicht ohne Einfluss auf die Zusammensetzung der Filtrate ist. RUNEBERG[2]) fand z. B., dass, wenn Eiweisslösungen durch Membranen hindurchgepresst werden, das Filtrat meist eine geringere Concentration als die ursprüngliche Lösung besitzt. Salzlösungen zeigen hingegen bei der Filtration ein anderes Verhalten. Die Filtrationsgeschwindigkeit der Lösungen ist abhängig von äusseren Verhältnissen und der Beschaffenheit der Lösungen selbst. Höhere Temperatur und höherer Druck steigern die Filtrationsgeschwindigkeit; Eiweisslösungen passiren die Membranen viel langsamer als Salzlösungen von gleicher Concentration. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich die Zellmembranen bei dem Vorgange der Filtration ganz ähnlich wie die bis jetzt benutzten thierischen und pflanzlichen Membranen verhalten werden. Ueber das Verhalten des Hyaloplasma solchen Flüssigkeiten gegenüber, welche durch dasselbe filtrirt werden, sind wir aber zur Zeit nicht weiter unterrichtet.

§ 33. Der Temperaturzustand der Gewächse. — Es ist bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, dass die verschiedensten physiologischen Prozesse in den Pflanzen sich in hohem Grade abhängig von den Wärmeverhältnissen erweisen, und es ist aus diesem Grunde selbstverständlich, dass es ein Interesse besitzt, diejenigen Momente, welche den Temperaturzustand der Pflanzen bestimmen, zu kennen.

---

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch der Botanik, 4. Auflage, pag. 757, und H. DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, Halle 1877.

[2]) Vergl. RUNEBERG, WAGNER's Archiv f. Heilkunde. 18. Jahrgang. pag. 1.

Sieht man von der im Allgemeinen geringen Wärmemenge ab, welche im vegetabilischen Organismus selbst in Folge von Stoffwechselprozessen frei werden (Eigenwärme der Pflanzen), so wird die Temperatur eines Pflanzentheiles einerseits abhängig sein müssen von seiner Lage im Organismus und andererseits von den thermischen Verhältnissen der den Pflanzenkörper umgebenden Medien (Luft, Wasser, Boden), denn zwischen diesen Medien und den Gewächsen findet fortdauernd ein Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt.[1]) Ueberdies übt in vielen Fällen der Transpirationsprozess (da bei der Wassergasbildung Wärme latent wird) einen sehr wesentlichen Einfluss auf den Temperaturzustand der Pflanzentheile aus.

Die Wärmestrahlungsverhältnisse (Absorption und Emission) besitzen zumal für solche Pflanzentheile, die, wie es bei den Blättern der Fall ist, eine erhebliche Flächenentwicklung erfahren, grosse Bedeutung, und es ist ja bekannt, dass sich manche Blätter unter dem Einflusse der Sonnenstrahlen sehr beträchtlich erwärmen, dass sie aber auch unter anderen Umständen reichliche Wärmemengen durch Strahlung verlieren und sich in Folge dessen mit Thau oder Reif überkleiden. Das Wärmeleitungsvermögen der Pflanzentheile ist ein nur geringes, und dieser Umstand erklärt das Zustandekommen verschiedener Erscheinungen im Pflanzenleben.

In Folge der erwähnten Wärmeleitungs- und Wärmestrahlungsverhältnisse u. s. w. werden kleine submerse oder subterrane Pflanzen im Allgemeinen annähernd die Temperatur der sie umgebenden Medien besitzen. Die krautigen, stark transpirirenden Pflanzentheile sind meist (nicht immer) kälter als die Luft. Im Innern der Bäume ist die Temperatur in Folge des Wärmeleitungsvermögens des Holzes bald höher, bald niedriger als diejenige der umgebenden Medien. Die Baumstämme sind im Allgemeinen am Tage kälter, in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.[2])

§ 34. Die elektromotorischen Wirkungen an Pflanzen. — Die von mehreren Seiten bestätigten Resultate der sorgfältigen Untersuchungen BUFF's[3]), welche unter Benutzung einzelner Pflanzentheile sowie unversehrter Pflanzen durchgeführt wurden, lassen erkennen, dass sich die inneren Gewebe und die Wurzeloberfläche der Landpflanzen zu der Oberfläche der Stamm- und Blattgebilde derselben dauernd negativ elektrisch verhalten. Werden die Untersuchungsobjecte in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeführt, so geht ein elektrischer Strom von der cuticularisirten Oberfläche der Pflanzentheile durch den Leitungsdraht zur Wundfläche oder der Wurzeloberfläche.

Neuerdings hat KUNKEL[4]) die elektromotorischen Wirkungen, welche man

[1]) Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass nicht nur die eigentlichen Wärmestrahlen, sondern auch die Lichtstrahlen, soweit dieselben nicht in den Pflanzenorganen sonst verbraucht werden oder gar nicht in denselben zur Absorption gelangen, Wärmewirkungen im Organismus hervorrufen können.

[2]) Ueber die in diesem Paragraphen angedeuteten Verhältnisse vergl. man GÖPPERT, Wärmeentwicklung, Breslau 1830; SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie, pag. 49 und Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. pag. 695. Mit Bezug auf die Leitungsfähigkeit des Holzes für Wärme verdient die Thatsache Beachtung, dass dieselbe in der Längsrichtung des Holzes bedeutender als in der Querrichtung ist.

[3]) Vergl. BUFF, Anal. d. Chem. und Pharm. 1854. Bd. 89. pag. 80.

[4]) Vergl. KUNKEL, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 1.

von gewissen Oberflächenpunkten unversehrter Blätter sehr verschiedener dicotyler Pflanzen erhalten kann, genauer studirt. Die Blattnerven verhalten sich, wie KUNKEL fand, stets positiv elektrisch gegen das Blattparenchym. Ein derartiges Resultat berechtigt aber noch nicht, worauf bereits BUFF mit Bezug auf die Ergebnisse seiner Beobachtungen hinwies, zu der Annahme, dass in den Pflanzentheilen elektrische Spannungsdifferenzen präexistiren. Vielmehr ist nur zu schliessen, wie auch KUNKEL betont, dass Verschiedenartigkeiten in der Art und Anordnung der Theilchen des vegetabilischen Gewebes vorhanden sind, welche bei dem Anlegen feuchter Elektroden Unterschiede in dem Auftreten gewisser Bewegungsvorgänge (Wasserbewegung) bedingen, deren theilweise Ausgleichung in der Form elektrischer Ströme erfolgt.

Nichts desto weniger ist es gewiss, dass an der Oberfläche und im Innern solcher Gewächse, welche sich normalen Vegetationsbedingungen ausgesetzt befinden, elektrische Spannungen und Ströme zu Stande kommen können, denn einerseits leuchtet ein, dass dies bei dem Benetzen der Pflanzentheile mit Wasser der Fall sein muss, und andererseits darf nicht übersehen werden, dass gewisse Lebensäusserungen der Pflanzen unmittelbar das Hervortreten elektrischer Erscheinungen zur Folge haben. Es ist nämlich von MUNK[1]) unter Benutzung der *Dionaea muscipula* und von KUNKEL unter Anwendung der *Mimosa pudica* der Nachweis geliefert worden, dass in dem Momente, in welchem in Folge einer Reizung der Blätter die Bewegung derselben eintritt, eine Aenderung in dem bisher beobachteten Ausschlag des Elektrometers, also eine Stromschwankung, zur Geltung kommt. KUNKEL weist übrigens auf Aehnliches hin, wenn er sagt (pag. 17 seiner Abhandlung): »Die an Pflanzen beobachteten elektromotorischen Wirkungen sind durch Wasserströmungen veranlasst, die ich entweder durch das Anlegen von Elektroden erst hervorrufe, oder die durch active und passive Bewegungen der Pflanzen bedingt sind.« [2])

Bei der Beurtheilung der hier erwähnten Verhältnisse ist aber, dies muss besonders betont werden, stets zu beachten, dass die elektrischen Spannungen und Ströme nicht nothwendig als Folge des eigentlichen Lebensprozesses der Pflanzen angesehen werden müssen; vielmehr werden sie unter Vermittlung gewisser physikalischer oder chemischer Prozesse hervorgerufen, die ausserhalb des Organismus ebenso gut zur Geltung kommen können.

Erwähnung verdient hier noch die Thatsache, dass sich bekanntlich die häufig sehr bedeutenden elektrischen Differenzen zwischen der Luft und dem Boden durch die Pflanzen in Form von Blitzschlägen ausgleichen können. Somit ist es sicher, dass ebenfalls geringe elektrische Differenzen zwischen Luft und Erde ihren Ausgleich durch die Gewächse finden werden. Ob die auf diesem Wege entstehenden elektrischen Ströme, die das Gewebe der Pflanzen fast immer durchsetzen dürften, etwa von Vortheil für die Vegetation sind, ist wissenschaftlich noch nicht festgestellt worden, obgleich manche bezügliche Versuche vorliegen.

§ 35. Die Protoplasmabewegungen. — a. Allgemeines. Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei den verschiedenen Formen der Zellbildung (Ver-

---

[1]) Vergl. MUNK, Archiv f. Anatomie v. DU BOIS-REYMOND. 1876. H. 1 und 2.

[2]) Neben den Wasserströmungen machen sich in den Pflanzen noch eine Reihe physikalischer und chemischer Prozesse geltend, welche zur Entstehung elektrischer Spannungen und Ströme im vegetabilischen Organismus Veranlassung geben können.

jüngung, Zelltheilung etc.) gewisse Bewegungsvorgänge der Tagmen des Plasma zur Geltung kommen, aber es ist oft selbst nicht leicht, das nächste Resultat dieser Bewegungsprozesse im Einzelnen genauer zu verfolgen. Dagegen zeigt das Plasma der bereits mehr oder minder völlig ausgebildeten Zellen Bewegungserscheinungen, die sich bei stärkerer Vergrösserung leichter verfolgen lassen, ja die sogar unter Umständen als sehr rapide verlaufende erscheinen. Halten wir uns an das Aeusserliche dieser Bewegungsvorgänge, so können wir dieselben nach SACHS[1]) wie folgt classificiren:

A. Bewegung nackter Protoplasmakörper.

1. Das Schwärmen der Schwärmsporen und Spermatozoiden. Die Protoplasmakörper verändern ihre äussere Form nicht, aber ihre beweglichen Cilien bewirken eine Rotation um die Längsachse und zugleich eine fortschreitende Bewegung im Wasser.
2. Amöbenbewegungen. Die Plasmamassen (z. B. Plasmodien der Myxomyceten) verändern ihre äusseren Umrisse fortdauernd und kriechen so auf festen Körpern hin. Im Innern des Plasma findet strömende Bewegung statt.

B. Bewegung des Protoplasma innerhalb der Zellhaut.

1. Die Circulation des Plasma. Dieselbe kommt in den plasmareichen Zellen vieler Pflanzen, zumal in den Zellen der Haare zur Geltung, und bei ihrem Zustandekommen laufen von dem wandständigen Plasma aus Stränge und Bänder zu der den Kern umgebenden Plasmamasse hin. Man unterscheidet dabei Massenbewegung grösserer Plasmaportionen und strömende Bewegung an diesen selbst. Jene besteht in Anhäufung oder Veränderung des Wandbeleges bald hier, bald dort, Wanderung des kernhaltigen Klumpens nach verschiedenen Richtungen und dem entsprechend verschiedener Gruppirung der Stränge; innerhalb des Plasma finden strömende Bewegungen, oft in entgegengesetzten Richtungen in ein und demselben Strange, statt, die an der Bewegung der vorhandenen Körnchen sichtbar werden.
2. Die Rotation des Plasma. — Dieselbe kommt namentlich in den Zellen mancher Wasserpflanzen *(Characeen, Vallisneria)*, zur Geltung. Sie besteht darin, dass sich die ganze Masse des einen Saftraum umschliessenden Plasma an der Zellwand wie ein dicker, in sich selbst geschlossener Strom hinbewegt und die in ihm enthaltenen Körnchen und Körner mit fortführt.

Eigenthümliche Bewegungserscheinungen, von denen bis jetzt noch nicht die Rede war, zeigen auch die Schizomyceten, die Zellen der Oscillarien und Diatomeen[2]) sowie diejenigen der Desmidiaceen[3]).

Ueber die eigentlichen Grundursachen der Bewegungserscheinungen, die sich am Protoplasma beobachten lassen, sind wir noch sehr wenig unterrichtet. Auf alle Fälle sind jene Ursachen zum Theil in molekularen Bewegungen zu suchen, und HOFMEISTER, SACHS, sowie andere Forscher haben es unter Zugrundelegung dieses Gesichtspunktes versucht, das Zustandekommen der in Rede stehenden Phänomene zu erklären. Auf einige bezügliche Verhältnisse komme ich im dritten

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 39.
[2]) Vergl. ENGELMANN: Botan. Zeitung. 1879. Nr. 4.
[3]) Vergl. STAHL, Verhandlungen d. phs.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge. Bd. 14.

Abschnitt noch zurück, muss aber hier bei dem beschränkten mir zur Disposition stehenden Raum leider darauf verzichten, die Anschauungen jener Männer über die Ursachen der Protoplasmabewegungen zu beleuchten; dagegen ist es erforderlich, diejenigen Verhältnisse zu berühren, welche sich auf die Wirkung äusserer Einflüsse auf die Plasmabewegungen beziehen.

b) Der Einfluss des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen des Plasma. — Wir werden erfahren, dass das Licht allerdings einen ganz bestimmten Einfluss auf die Schwärmsporen vieler Pflanzen ausübt, aber es ist mit Nachdruck zu betonen, dass die Schwärmsporen sich auch im Dunkeln schwärmend bewegen können[1]). Es gelingt, die Schwärmer von *Ulothrix* bis gegen drei Tage lang, diejenigen von *Haematococcus* bis über 2 Wochen im Dunkeln in Bewegung zu erhalten. Die frischen Schwärmer vertheilen sich dabei gleichmässig in der ganzen Flüssigkeit, mit der sie sich in Berührung befinden.

Manche Schwärmer, z. B. diejenigen der Saprolegnien, reagiren in keiner Weise auf Lichtwirkungen. Andere dagegen, zumal die chlorophyllhaltigen, werden in ganz eigenthümlicher Weise vom Licht beeinflusst, und man kann sie als photometrische Schwärmer bezeichnen. Diese Schwärmer (*Haematococcus, Ulothrix, Bryopsis, Botrydium*) werden, wie die Untersuchungen ergeben haben, durch den Lichteinfall gezwungen, ihre Längsachse in der Richtung des Strahlenganges zu stellen und sie bewegen sich dann in mehr oder minder geraden Bahnen entweder der Lichtquelle zu, oder sie suchen dieselbe zu fliehen. Die Erscheinung, dass manche Schwärmer einer bestimmten Art sich dem Lichte entgegen bewegen, während andere Individuen derselben Species das Licht fliehen, wird durch einen gewissen Zustand, in welchem sich die Schwärmer befinden, durch ihre sogen. Lichtstimmung, bedingt. Diese Lichtstimmung wird durch verschiedene äussere Umstände, zumal aber durch den Entwicklungszustand der Schwärmer selbst, inducirt. Die Schwärmsporen sind nämlich im Allgemeinen in ihrer Jugend auf Licht höherer Intensität als im Alter gestimmt. Sie wenden ihr farbloses, cilientragendes Ende daher im Alter von der Lichtquelle ab und suchen dieselbe zu fliehen[2]). Bemerkt sei noch, dass nach den Untersuchungen STRASBURGER's nur die blauen, indigofarbigen und violetten Strahlen in bestimmter Weise richtend auf die photometrischen Schwärmer einwirken.

Auch auf die Plasmodien von *Aethalium* wirkt das Licht in bestimmter Weise ein. Es gelingt nämlich, dieselben, so lange sie noch jung und noch nicht zur Sporenbildung bereit sind, durch Licht von geringer Intensität an die Oberfläche der Gerberlohe hervorzulocken. Steigerung der Lichtintensität hat ein Zurückziehen der Plasmodien in das Substrat zur Folge. Das Hervortreten der reifenden Plasmodien im vollen Tageslicht an die Oberfläche der Lohe, muss mit einer veränderten Lichtstimmung der Plasmodien in Verbindung gebracht werden.

Es muss hier ferner darauf hingewiesen werden, dass das Licht auf die Stellung der Chlorophyllkörper von erheblichem Einfluss ist, eine Erscheinung, die offenbar dadurch zu Stande kommt, dass die Lichtstrahlen zunächst die Lagerungsverhältnisse des Plasma modificiren, so dass die Chlorophyllkörper passiv mit fortgeführt werden. Die hier in Betracht kommenden Erscheinungen sind von

[1]) Man vergl. über das Folgende STRASBURGER, (Wirkung d. Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, 1878) und STAHL's bereits citirte Abhandlung.

[2]) Die Schwärmer, welche das Licht fliehen, haben in besonders ausgeprägter Weise die Neigung, sich zur Ruhe zu setzen.

FAMINTZIN, BORODIN[1]) und FRANK[2]) genau studirt worden. Der letztere hat diese Phänomene von allgemeineren Gesichtspunkten aus betrachtet; er hat festgestellt, dass das Plasma in ein und derselben Zelle überhaupt zwei verschiedene Vertheilungsweisen zeigen kann. In der Epistrophe sammelt sich das Plasma sammt den Chlorophyllkörpern vorwiegend an den freien, nicht unmittelbar an benachbarte Zellen stossenden Zellwandungen an[3]), während das Plasma sammt Chlorophyllkörpern sich in der Apostrophe insbesondere den nicht freien, mit anderen Zellen in Verbindung stehenden Wandungen anlegt. Die Epistrophe kommt unter normalen Vegetationsverhältnissen überhaupt zu Stande; die Apostrophe macht sich hingegen geltend, wenn die Pflanzen längere Zeit hindurch im Finstern verharren, ungünstigen Temperaturen ausgesetzt sind, nicht normal athmen können etc.

Die Plasmamassen und die Chlorophyllkörper können sich unter dem erregenden Einflusse des Lichtes in ganz bestimmter Weise in den Zellen orientiren, und FRANK ist der Ansicht, dass diese Orientirung ganz unabhängig von der jeweiligen Stellung der Zellen zur Richtung der Lichtstrahlen, wol aber an morphologisch bestimmten Regionen der Zellen erfolgt, während jene Orientirung nach den neuesten Arbeiten STAHL's[4]) direkt von der Richtung der Lichtstrahlen bedingt wird. Hiernach unterschieden sich die erwähnten Phänomene nicht von gewissen anderen Erscheinungen, die auch schon von FRANK in seinen citirten Abhandlungen beschrieben worden sind. Werden Pflanzentheile (FRANK experimentirte mit den submersen Blättern von *Sagittaria*, Farnprothallien, Moosblättern) in deren Zellen das Plasma im Zustande der Epistrophe vorhanden ist, einseitig beleuchtet, so sammelt sich das Plasma sammt den Chlorophyllkörnern vorwiegend am beleuchteten Rande der Zellen an. Die plasmatischen Gebilde bewegen sich dem Lichte entgegen und verhalten sich in gewisser Hinsicht den photometrischen Schwärmsporen ähnlich.

c) Der Einfluss der Temperaturverhältnisse auf die Bewegungserscheinungen des Plasma. Die Wärmestrahlen üben, wie STRASBURGER gefunden hat und in seiner citirten Abhandlung genauer zeigt, keinen richtenden Einfluss auf die photometrischen Schwärmer aus. Hingegen beeinflussen die Wärmestrahlen das Verhalten gewisser Schwärmer dem Licht gegenüber bedeutend, so zwar, dass Erhöhung der Temperatur bis auf ein bestimmtes Maass sie auf höhere, Erniedrigung der Temperatur bis auf ein gewisses Maass sie auf niedrigere Lichtintensität stimmt. Es lässt sich ferner feststellen, dass die Geschwindigkeit der Schwärmerbewegung bis zu bestimmten Temperaturen wächst, um schliesslich wieder langsamer zu werden. Die Schwärmer von *Haematococcus* bewegen sich z. B. bei Temperaturen zwischen 30—40° C. am schnellsten; bedeutendere Wärmegrade verlangsamen ihre Bewegung sehr schnell und führen schliesslich, wenn die Temperatur über 50° C. steigt, ihren Tod herbei.

Auch die strömende Bewegung sowie die Rotation des Plasma in den Zellen werden in erheblichem Grade von den Temperaturverhältnissen beeinflusst.

---

1) Vergl. BORODIN, Mélanges biologiques. T. 6. pag. 541.

2) Vergl. FRANK, botan. Zeitung. 1871. S. 209 und PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 8. pag. 217.

3) In den oberflächlichen Zellen mehrschichtiger Organe (Blätter von *Sagittaria*, *Vallisneria*) sammeln sich die Chlorophyllkörner zumal an der Oberflächenseite; in einschichtigen Organen (Moosblätter, Prothallien) aber an den oberen und unteren Wandflächen der Zellen an.

4) Vergl. STAHL, Botanische Zeitung. 1880. No. 20.

Darüber liegen Untersuchungen von M. Schultze[1]), Sachs[2]), Velten[3]) u. A. vor. Sachs fand, dass die Plasmaströmung in den Haaren von *Cucurbita, Pepo-* und *Tradescantia* bei 11—16° C. langsam ist, zwischen 30—40° C. sehr lebhaft wird und bei Temperaturen über 40° C. wieder langsamer wird. Wenn die Haarzellen von *Cucurbita* im Wasser liegen, so steht die Plasmaströmung bei 46—47° C. binnen 2 Minuten, bei 47—48° C. in 1 Minute still. Die Bewegung macht sich bei niederer Temperatur aufs Neue geltend. Wenn sich die Pflanzenzellen mit strömendem Plasma nicht mit Wasser, sondern mit Luft in Berührung befinden, so erfolgt der Stillstand der Bewegung erst bei etwas höherer Temperatur als in dem zuerst erwähnten Falle; die Strömung kann aber auch dann bei Temperaturerniedrigung wieder beginnen. Man sieht also, dass höhere Temperaturen, wenn sie eine gewisse Grenze nicht überschreiten, das Plasma noch nicht tödten. Es geht dasselbe in den Zustand der Wärmestarre über, und eine Temperaturerniedrigung ruft die normalen Lebenserscheinungen wieder hervor.

Fünftes Kapitel.

Die Bewegung der Gase in den Pflanzen.

§ 36. Physikalische Gesichtspunkte.[4]) — In allen im lebensthätigen Zustande befindlichen Pflanzenzellen machen sich Athmungserscheinungen geltend. Unter gewöhnlichen Verhältnissen nehmen die Pflanzenzellen Sauerstoff auf und produciren Kohlensäure. Die meisten Pflanzenzellen können ohne die Gegenwart des freien Sauerstoffes nicht wachsen; aber sie sind dennoch im Stande, bei Abschluss der Luft ihre Lebensthätigkeit längere oder kürzere Zeit zu bewahren. Unter diesen Umständen erzeugen sie Kohlensäure und einige scheinen sogar daneben noch Wasserstoff zu bilden. In den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen wird bei Lichtzutritt Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff producirt. Wenn man die hier berührten Thatsachen überblickt, ferner aber die Verhältnisse des anatomischen Baues der pflanzlichen Organismen in Betracht zieht und berücksichtigt, dass die Pflanzenzellen mehr oder minder grosse Flüssigkeitsmengen enthalten, welche im Stande sind, Gase zu absorbiren, und dass die Gase in den Gewächsen sehr häufig Druckdifferenzen zeigen, so ist von selbst einleuchtend, dass die Gasmoleküle in den Pflanzenzellen sich gewöhnlich nicht im Zustande der Ruhe, sondern in mehr oder minder lebhafter Bewegung befinden müssen. Die Pflanzen nehmen aus den sie umgebenden Medien (Luft, Wasser, Boden) Gase auf; andererseits geben sie Gase an diese Medien ab, und endlich erfolgt im Organismus selbst ein mehr oder minder lebhafter Gasaustausch. Es ist zunächst erforderlich, bevor wir die Erscheinungen der Gasbewegung in den Pflanzen vom physiologischen Gesichtspunkte aus untersuchen, einige Bemerkungen über das physikalische Verhalten der Gase voranzuschicken.

1. Gasabsorption durch Flüssigkeiten. Die verschiedensten Flüssigkeiten sind im Stande Gase zu absorbiren, und die Gasmenge, welche von einem

---

[1]) Vergl. M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden. 1863. pag. 46.

[2]) Vergl. Sachs, Flora. 1864. No. 4 u. 5.

[3]) Vergl. Velten, Flora. 1876. pag. 198.

[4]) Ich bemerke hier ausdrücklich, dass von dem Verhalten des Wassergases in den Pflanzen in diesem Kapitel noch nicht die Rede sein wird.

gegebenen Flüssigkeitsvolumen absorbirt wird, hängt unter sonst gleichen Umständen ab von der Natur des Gases selbst sowie von derjenigen der Flüssigkeit. Mit steigender Temperatur nimmt das Absorptionsvermögen der Flüssigkeiten für Gase ab. Dagegen ist die von einer Flüssigkeit absorbirte Gasmenge dem herrschenden Druck proportional. Wenn sich nicht ein einziges Gas, sondern ein Gasgemisch mit einer Flüssigkeit in Wechselwirkung befindet, so erfolgt die Absorption proportional dem Druck, welchen jeder der Gemengtheile ausüben würde, wenn er sich allein in dem vom Gasgemenge erfüllten Raum befinden würde (partiärer Druck).

2. Gaseffusion. Von Gaseffusion redet man, wenn ein Ausgleich zwischen chemisch gleichen oder verschiedenen Gasen erfolgt, die von einander durch eine mit wirklichen Löchern versehene dünne Scheidewand getrennt sind und unter verschiedenem Druck stehen.

3. Gastranspiration. Dieselbe ist ebenso wie die Gaseffusion mit einer Massenbewegung der Gasmoleküle verbunden, und sie kommt zu Stande, wenn ein Ausgleich zwischen Gasen, die unter verschiedenem Druck stehen, durch Capillaren erfolgt.

4. Diffusion der Gase. Die Moleküle gasförmiger Körper führen so lebhafte Bewegungen aus, dass die Bahnen, welche sie beschreiben, nicht unter dem Einflusse der übrigen Gasmoleküle stehen. Gase lassen sich vollkommen mit einander mischen, und sie erfüllen einen ihnen zur Disposition gestellten Raum durchaus. Wenn zwei chemisch verschiedene Gase mit einander in Berührung gelangen und durch keine Scheidewand von einander getrennt sind, so wird weder die Bewegung der Moleküle des Gases a durch die Moleküle des Gases b, nach die Bewegung der Moleküle des Gases b durch die Moleküle des Gases a behindert, und es kommt schliesslich eine völlige Vermischung der Gastheilchen zu Stande. Es ist aber für das genauere Verständniss des Diffusionsprozesses erforderlich, auf diejenigen Verhältnisse, welche sich auf die Geschwindigkeit der Molekule verschiedener Gase beziehen, einzugehen.

Nach der Theorie der Gase besitzen die Moleküle verschiedener Gase bekanntlich bei gleicher Temperatur eine und dieselbe lebendige Kraft. Die lebendige Kraft eines in Bewegung begriffenen Körpers kann aber gemessen werden durch seine Masse und das Quadrat seiner Geschwindigkeit. In der Volumeneinheit verschiedener Gase sind ferner, wie bekannt, unter gleichen äusseren Verhältnissen gleich viel Moleküle vorhanden. Da aber das Gewicht der Molekule verschiedener Gase ein verschiedenes ist, so muss sich die Molekulargeschwindigkeit verschiedener Gase unter denselben äusseren Umständen umgekehrt proportional dem Quadrat ihres Molekulargewichtes verhalten.

Es ist klar, dass die Geschwindigkeit der Gasmoleküle bei dem Zustandekommen der Diffusionserscheinungen eine grosse Rolle spielen muss, und nach dem Gesagten ist einleuchtend, dass, wenn zwei verschiedene Gase mit einander in Wechselwirkung gerathen, die Moleküle des leichteren Gases sich schneller als diejenigen des schwereren Gases bewegen werden. Schliesslich kommt aber ein vollkommener Ausgleich der Gase zu Stande, und in einer bestimmten Volumeneinheit finden sich gleich viele Moleküle des Gases a und des Gases b vor.

In modificirter Weise wird die Erscheinung der Bewegung der Gase zur Geltung kommen, wenn zwei verschiedene Gase (z. B. Wasserstoff und Kohlensäure) nicht in unmittelbarem Contakt mit einander stehen, sondern durch eine mit sehr feinen Poren versehene trockene Scheidewand von einander getrennt sind, deren

Substanz aber keine specifische Anziehungskraft auf die Gasmoleküle ausübt. Wasserstoff wird zunächst in grösserer Menge zur Kohlensäure übertreten als umgekehrt, denn die Geschwindigkeit der Wasserstoffmoleküle ist ja grösser als diejenige der schweren Kohlensäuremoleküle. In Folge dessen muss aber zwischen den Gasen, die durch die poröse Scheidewand von einander getrennt sind, eine Druckdifferenz zur Geltung kommen,[1]) so zwar, dass auf derjenigen Seite der Scheidewand, auf der sich ursprünglich nur Kohlensäure befand, der Gasdruck zunimmt, während er auf der entgegengesetzten Seite schwächer wird. Diese Druckdifferenzen suchen sich nun natürlich auszugleichen, und die Bewegung der Gase ist in dem hier speciell in Rede stehenden Falle also nicht allein auf Diffusionsvorgänge, sondern überdies auf Prozesse der Gaseffusion oder Gastranspiration zurückzuführen. Höherer Druck steigert die Molekulargeschwindigkeit der Gastheilchen keineswegs, aber er vermehrt doch die lebendige Kraft der Gasmassen, die in einem gegebenen Raum eingeschlossen sind, weil in der Volumeneinheit eines unter höherem Druck stehenden Gases absolut mehr Moleküle vorhanden sind, als in der Volumeneinheit eines Gases, welches unter geringerem Druck steht.[2])

5. Die Gasabsorption. Von der Gasabsorption durch Flüssigkeiten wol zu unterscheiden ist derjenige Vorgang, den man schlechthin als Gasabsorption bezeichnet. Diese Gasabsorption kommt zu Stande, wenn Gase durch Scheidewände, die keine wirklichen Löcher besitzen, und deren Substanz im trockenen Zustande eine specifische Anziehungskraft auf die Gasmoleküle ausübt, von einander getrennt sind. Als Scheidewände von der erwähnten Beschaffenheit sind namentlich die Membranen anzusehen, und wenngleich nicht übersehen werden darf, dass bei der Bewegung der Gase durch Membranen — welche Bewegung als eine besondere Form der Gasdiffusion, nämlich als Osmose zu bezeichnen ist — die Verhältnisse der gewöhnlichen Gasdiffusion eine erhebliche Rolle spielen, so muss hier doch die Gasabsorption, bedingt durch die specifischen Anziehungskräfte, welche die Theilchen der Scheidewand auf die Gasmoleküle ausüben, in erster Linie unsere Aufmerksamkeit fesseln. Es ist erwähnt worden, dass der Wasserstoff bei der reinen Gasdiffusion eine weit lebhaftere Bewegung als die Kohlensäure zeigt. Wenn aber Kohlensäure und Wasserstoff durch eine dünne Kautschukschicht von einander getrennt sind, so macht sich geradezu das Entgegengesetzte geltend. Die Kohlensäure wird sehr energisch von der Substanz der Scheidewand absorbirt, und sie tritt deshalb in der Zeiteinheit in weit grösserer Menge zum Wasserstoff als dieser zur Kohlensäure über. In Folge dessen wird eine Druckdifferenz zwischen den von einander getrennten Gasmassen entstehen, die sich allmählich ausgleichen kann.

§ 37. Das Verhalten der Pflanzen gegen Gase. a) Die Thallophyten. Wenn eine einzellige grüne Pflanze normalen Assimilationsbedingungen ausgesetzt ist, so nimmt sie aus dem umgebenden Medium (Luft, Wasser) Gase auf und giebt andere Gase an dasselbe ab. Vor allen Dingen interessirt uns hier die Thatsache, dass die Zelle sich der in der Luft oder dem Wasser vorhandenen

---

[1]) Solche Druckdifferenzen kommen ebenfalls zu Stande, wenn sich Diffusionsbewegungen zwischen Gasen, die nicht durch eine Scheidewand von einander getrennt sind, geltend machen; aber in diesem Fall lassen sich dieselben nicht leicht beobachten.

[2]) In modificirter Weise tritt die Diffusion der Gase auch hervor, wenn dieselben in Flüssigkeiten gelöst vorhanden sind.

Kohlensäure gegenüber wie ein Anziehungscentrum verhält. Die Kohlensäure passirt die Zellhaut[1]) und wird im Innern der grünen Zelle zerlegt. Der gebildete Sauerstoff löst sich im Zellsaft auf, aber alsbald wird derselbe nicht mehr im Stande sein, die producirten beträchtlichen Sauerstoffmengen in Lösung zu erhalten und ein Theil des Sauerstoffgases entweicht in Folge dessen, die Membran passirend nach aussen. Wenn unsere grüne Pflanzenzelle dem Einflusse des Lichtes entzogen wird, so wirkt sie nicht mehr als Anziehungscentrum für Kohlensäure; sie nimmt unter solchen Umständen ausschliesslich Sauerstoff aus ihrer Umgebung auf und giebt dafür Kohlensäure ab. Ganz ähnlich verhalten sich chlorophyllfreie Zellen unter allen Verhältnissen.

Weit complicirter gestalten sich die Verhältnisse der Gasbewegung bereits wenn man es nicht mit einem einzelligen Organismus, sondern mit Pflanzen zu thun hat, welche Zellfäden, Zellflächen oder Zellkörper darstellen. Unter diesen Umständen findet nicht allein ein Gasaustausch zwischen dem umgebenden Medium und dem Innern der Zellen statt, sondern es können ebenso Wechselbeziehungen zwischen den in den benachbarten Zellen vorhandenen Gasen hervortreten, und in einem Zellkörper befinden sich ja viele Zellen überhaupt gar nicht in unmittelbarer Berührung mit der Luft oder dem Wasser.

Man stelle sich vor, dass der eine Theil eines grünen Algenzellfadens intensiv beleuchtet werde, der andere aber nur schwaches Licht empfange. Die Zellen jenes ersten Theiles werden viel Kohlensäure aufnehmen, in denjenigen des anderen Theiles kann aber eventuell die Energie, mit welcher die Stoffwechselprozesse verlaufen, bedeutender als die Assimilationsenergie ausfallen. Unter diesen Umständen wird der Zellsaft der intensiv beleuchteten Zellen sehr reich an Sauerstoff, derjenige der schwach insolirten Zellen aber reich an Kohlensäure sein müssen. Es ist unzweifelhaft, dass jene Zellen Sauerstoff, diese aber Kohlensäure an das umgebende Medium abgeben werden; dagegen sind wir über die Gasbewegung, welche innerhalb des Zellfadens selbst zu Stande kommt, noch gar wenig orientirt. Wir dürfen nicht einmal behaupten, dass die schwach beleuchteten Zellen Kohlensäure an die intensiv insolirten abgeben, denn die Resultate der bereits früher in einem ganz anderen Zusammenhange erwähnten Untersuchungen MOLL's haben ergeben, dass die Kohlensäure, welche gewissen Zellen eines Pflanzentheils in reichlichen Quantitäten zur Verfügung steht, und welche in diesen Zellen unter geeigneten Umständen eine reichliche Stärkebildung veranlasst, für das Zustandekommen des Assimilationsprozesses in benachbarten Zellen desselben Gewebes bedeutungslos erscheint.

b) Die höheren Wasserpflanzen. Für das Verständniss der Erscheinung der Gasbewegung in den höheren Gewächsen ist es unerlässlich, die anatomischen Eigenthümlichkeiten derselben nicht aus dem Auge zu verlieren und bei der Beurtheilung der Gasbewegung in den Wasserpflanzen, zunächst den submersen Wasserpflanzen, sind namentlich zwei Punkte von entscheidender Bedeutung. Erstens ist es nämlich sehr wichtig, dass die Spaltöffnungen diesen Gewächsen in der Regel fehlen, und zweitens verdient dies Beachtung, dass die Wasserpflanzen ein sehr mächtig ausgebildetes System von Intercellularräumen besitzen.

In diesen Intercellularräumen müssen sich natürlich, da dieselben nicht durch Spaltöffnungen mit dem die Pflanzen umgebenden Medium in Communication stehen,

---

[1]) Ueber diejenigen Verhältnisse, welche sich beim Durchtritt von Gasen durch pflanzliche Membranen geltend machen, werde ich mich weiter unten eingehender aussprechen.

erhebliche Gasmengen ansammeln[1]), und zwar wird dies namentlich am Tage der Fall sein. Wenn submerse Wasserpflanzen von Sonnenstrahlen getroffen werden, so nehmen 'sie Kohlensäure aus dem Wasser auf. Der Sauerstoff, welcher in Folge des Assimilationsprozesses gebildet worden ist, kann sich in erheblichen Mengen in den weiten Intercellularräumen ansammeln, und da er nicht in dem Maasse, wie er gebildet wird, nach aussen, das Pflanzengewebe durchdringend, entweicht, sogar im Innern der Gewächse unter nicht unerheblichem Druck stehen. Wenn man von der Sonne beschienene Exemplare von *Vallisneria*, *Ceratophyllum* oder *Potamogeton* verletzt, so entweicht aus der Wunde in der That ein lebhafter Blasenstrom. SACHS[2]) hebt hervor, dass aus verwundeten Wasserpflanzen, die aber nicht unter dem Einfluss des Lichtes, sondern im Finstern unter Wasser verweilten, nur wenige Gasblasen entweichen. Daraus folgt, dass der Gasdruck im Innern der Gewächse bei Lichtabschluss weniger bedeutend sein muss als dann, wenn dieselben den Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, und diese Thatsache wird auch unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die zur Kohlensäurebildung führenden Stoffwechselprozesse im Allgemeinen weniger energisch als die von Sauerstoffbildung begleiteten Assimilationsvorgänge verlaufen, dass die Kohlensäure das Pflanzengewebe leichter als der Sauerstoff passiren kann, und dass die Kohlensäure in grösseren Mengen als der Sauerstoff vom Zellsafte aufgelöst werden kann, ganz erklärlich.

Nach dem Gesagten ist es klar, das sich in den Intercellularräumen der unversehrten submersen Wasserpflanzen unter dem Einfluss des Sonnenlichtes eine sehr sauerstoffreiche Luft ansammeln wird. Das Gas wird allerdings zum Theil durch die Gewebe der Pflanzen entweichen, und die herrschenden Druckverhältnisse werden noch beschleunigend auf den Verlauf dieses Vorganges einwirken, aber die Energie der Assimilation ist immerhin in vielen Fällen so lebhaft, dass ein völliger Ausgleich der Druckdifferenzen nicht zu Stande kommen kann. Zur Zeit der Nacht ist der Gasdruck im Innern submerser Wasserpflanzen auf jeden Fall geringer als am Tage[3]).

c. Die höheren Landpflanzen. Die Erscheinungen der Gasbewegung in den Landpflanzen müssen sich zumal deshalb in wesentlich anderer Weise als bei den submersen Wasserpflanzen gestalten, weil jene Spaltöffnungen besitzen, welche diesen ja in der Regel fehlen. Ein Theil der im Innern der Landpflanzen vorhandenen Gase steht also unzweifelhaft mit der atmosphärischen Luft in unmittelbarer Wechselbeziehung. Ich komme hierauf weiter unten zurück, und möchte zunächst Einiges über die Beschaffenheit der im Innern der Landpflanzen vorhandenen Atmosphäre selbst bemerken.

Manche Pflanzen führen nicht nur in den Intercellularräumen schizogenen Ursprungs und den Holzelementen der Gefässbündel Gase, sondern ihr Gewebe umschliesst überdies noch grössere Hohlräume, in denen sich beträchtliche Gasmengen ansammeln können. Ich habe hier natürlich die mit Luft erfüllten Räume in den hohlen Stengeln, Blättern und Früchten vieler Pflanzen (Gramineen,

---

[1]) Diese mit Gasen erfüllten Intercellularräume dienen den submersen Wasserpflanzen als Schwimmapparate.

[2]) Vergl. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie. pag. 245.

[3]) Gewissermassen in der Mitte zwischen den submersen Wasserpflanzen und den Landpflanzen stehen in der hier in Rede stehenden Beziehung solche Wasserpflanzen, welche auf dem Grunde der Gewässer wurzelnd, ihre Blätter und Blüthenstände erst später über die Oberfläche des Wassers emporheben.

Umbelliferen, Cucurbitaceen, *Allium Cepa* etc.) im Auge, und will gleich bemerken, dass die in jenen Hohlräumen vorhandenen Gase, wie die chemische Untersuchung derselben ergeben hat, häufig relativ reich an Kohlensäure (zuweilen ist der Kohlensäuregehalt = 2 — 4%) sind, eine Erscheinung, welche sich leicht erklärt, wenn man bedenkt, dass im lebenden Pflanzengewebe stets Kohlensäure producirt wird, und dass der Austausch zwischen der atmosphärischen Luft und den Gasen im Innern der Landpflanzen immer mit mehr oder minder grossen Schwierigkeiten verbunden ist[1]).

Mit Bezug auf die in den Elementen des Holzkörpers der Pflanzen vorhandenen Luft ist zu bemerken, dass dieselbe allerdings zu Zeiten schwacher Transpiration der Gewächse, zumal dann, wenn aus der Wurzel eine reichliche Saftmenge in den Stamm hineingepresst wird, unter positivem Druck stehen kann. Aber unter anderen Verhältnissen steht die Luft im Holz, und dies verdient besondere Beachtung, unter negativem Druck[2]).

Höhnel hat die Stammgebilde sehr verschiedener holziger und krautiger Pflanzen unter Quecksilber durchschnitten, und es zeigte sich, dass das Quecksilber sofort bis zu bedeutender Höhe (bei *Robinia Pseudoacacia* z. B. einmal bis zu einer Höhe von mehr als 50 Centim.) in den geöffneten Gefässen emporstieg. Ebenso hat Sachs den Nachweis geliefert (pag. 322 seiner soeben citirten Abhandlung), dass die Holzzellen der Nadelhölzer, welche bekanntlich nach den neuesten Untersuchungen bestimmt nicht durch offene Kanäle der gehöften Tüpfel unter einander in Verbindung stehen, nur verdünnte Luft führen können. Aber dieser negative Druck der Gase in den Holzelementen kann nur dann zu Stande kommen, wenn die Pflanzen mehr oder minder stark transpiriren, denn unter solchen Verhältnissen verschwindet das vorher in den Holzgefässen und Holzzellen vorhanden gewesene Wasser schnell, und dieselben führen nur noch verdünnte Luft. Wenn dagegen die Transpiration sehr deprimirt wird, so nimmt der Wassergehalt in den capillaren Hohlräumen des Holzkörpers zu, und das von unten emporgepresste Wasser comprimirt die vorhandenen Gasmengen. Dass die Capillaren des Holzes wegsam für Gase sind, und die Vorgänge der Gastranspiration auch in der Pflanze selbst zu Stande kommen können, ist unzweifelhaft, denn es gelingt unter Benutzung geeigneter Apparate, Luft durch die Holzgefässe der verschiedensten Gewächse hindurchzupressen.

Der Umstand, dass die Gase in den cellularen Lufträumen der Pflanzen unter Umständen einen sehr bedeutenden negativen Druck zeigen können, führt schon bei einiger Ueberlegung von vornherein zu der Vermuthung, dass die Gase in den Holzelementen nicht in direkter Communication mit den Gasen der Intercellularräume stehen können. Die letzteren endigen ja bei den höheren Landpflanzen mit den Spaltöffnungen, und man sollte meinen, dass, wenn im Organismus wirklich offene Communication zwischen den cellularen Lufträumen und den Intercellularräumen bestände, die Druckdifferenz zwischen der atmosphärischen Luft und den Gasen in den cellularen Räumen niemals eine so bedeutende Grösse erreichen könnte, wie dies thatsächlich der Fall ist. Höhnel[3])

---

[1]) Zwischen den Gasmassen in verschiedenen Regionen ein und desselben grösseren Hohlraumes müssen häufig reine Diffusionsbewegungen stattfinden.

[2]) Vergl. Höhnel in Haberlandt's wissensch. prakt. Untersuchungen auf d. Gebiete des Pflanzenbaues. Bd. 2. pag. 89, und Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 12, H. 1. Ferner vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2, pag. 321.

[3]) Vergl. Höhnel's zuletzt cit. Abhandl. in Pringsheim's Jahrb. u. bot. Ztg. 1879, No. 34.

hat wirklich nachgewiesen, dass von einer offenen Verbindung zwischen cellularen Lufträumen und Intercellularräumen nicht die Rede sein kann. Man hat daher in den Pflanzen zwischen zwei von einander getrennten Systemen von Lufträumen zu unterscheiden. Im cellularen System können die Gase unter Umständen unter sehr hohem oder unter sehr geringem Druck stehen; im intercellularen System werden die Gase fast immer annähernd Atmosphärendruck zeigen. Die Gase aus den Räumen des einen dieser Systeme können in die Lufträume des andern übergehen, wenn sie die zwischen beiden Systemen vorhandenen Zellen passiren.

Suchen wir uns nach diesen Erörterungen über die Luft im Innern der Gewächse, eine Vorstellung über die Wechselwirkung zwischen den Gasen in den Pflanzen und denjenigen der Atmosphäre zu bilden, so ist zunächst die Thatsache, auf deren Bedeutung wir bereits hinwiesen, von Wichtigkeit, dass das intercellulare Luftsystem der meisten höheren Landpflanzen durch viele Spaltöffnungen (Luft- und Wasserspalten) sowie durch Lenticellen mit der Atmosphäre in offener Communication steht. Es können sich somit die in Folge von chemischen Prozessen, Temperaturverhältnissen etc. zwischen der Luft in den Intercellularräumen und der Atmosphäre eventuell vorhandenen Druckdifferenzen durch Gaseffusion ausgleichen, aber für die richtige Beurtheilung dieser Druckausgleichung ist es von Belang, zwei Momente nicht aus dem Auge zu verlieren. Einerseits ist nämlich zu erwähnen, dass die Spaltöffnungen vieler Pflanzen sehr eng sind, und andererseits weiss man, dass verschiedene äussere Einflüsse ein Schliessen der Luftspalten zur Folge haben. Diese Verhältnisse müssen den Gasaustausch zwischen der Luft in den Gewächsen und der Atmosphäre nicht unerheblich erschweren.[1][2]

Ueberblickt man das Gesagte, so muss sofort die Frage auftauchen, ob der Gasaustausch zwischen der Luft im Innern der Pflanzen und der Atmosphäre nicht auch unter Vermittelung der Membranen geschlossener Zellen erfolgen kann. Dass Gase, die unter Druck stehen, die Membranen der Mark- sowie Holzzellen passiren können, ist von WIESNER in seiner in der vorletzten Anmerkung citirten Abhandlung gezeigt worden. Besonderes Interesse beansprucht hier aber für uns die Frage, ob Gase im Stande sind, die unversehrten Epidermiszellen zu durchdringen, und ob dies auch möglich ist, wenn die Gase nicht unter Druck stehen.

BARTHÉLEMY hat in seiner citirten Abhandlung in der That den Nachweis geliefert, dass durch getrocknete Blätter von Begonien, welche bekanntlich nur auf der Unterfläche Stomata besitzen, Gase passiren können, und zwar ergab sich dabei, dass sich die Blattsubstanz den Gasen gegenüber ähnlich wie Kautschuk verhält. Die Kohlensäure passirte die trockenen Blätter viel schneller als der Sauerstoff, und dieser wurde leichter als Stickstoff durchgelassen. Ebenso hat

[1] BARTHÉLEMY (Annl. d. sc. nat., 5. ser. T. 19, pag. 131) giebt an, dass sich selbst geschlossene Spaltöffnungen öffnen und Gase durchlassen, wenn der in den Intercellularräumen herrschende Druck grösser als der Druck ist, unter dem die Gase in der Atmosphäre stehen. Wenn dagegen im Innern der Pflanze ein geringerer Druck als ausserhalb derselben herrscht, so lassen die Spaltöffnungen meist keine Gase in das Innere der Gewächse eintreten, in dem sie sich schliessen sollen. Mit dieser letzteren Angabe stehen einige Beobachtungsresultate WIESNER's im Widerspruch (Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien, Bd. 79. Aprilheft, Separatabdruck, pag. 38). Uebrigens giebt BARTHÉLEMY an, dass die grossen Spaltöffnungen der Blätter von *Nelumbium speciosum* Gase in jeder Richtung leicht durchtreten lassen.

[2] H. v. MOHL (vergl. botan. Zeitung, 1856, pag. 697) fand, dass die Luftspalten sich im Dunkeln schliessen, im Licht aber öffnen. Bei sehr vielen Pflanzen (Gräsern) bewirkt Benetzung der Oberfläche der Gewächse ein Schliessen der Luftspalten.

MÜLLER[1]) beobachtet, dass die Kohlensäure solche Blätter, deren Spaltöffnungen durch elektrische Reize geschlossen worden waren, in grösseren Mengen durchwandert, als es die atmosphärische Luft vermag. Die Substanz der Zellmembranen wirkt also unzweifelhaft absorbirend auf Gase ein, und sie verhält sich in dieser Hinsicht gerade wie Kautschuk nicht allen Gasen gegenüber in derselben Weise. Bei den mit Wasser imbibirten Membranen der lebenden Zellen kommt noch hinzu, dass das Wasser lösend auf die Gase einwirkt, und gerade die Kohlensäure wird ebenfalls vom Wasser in relativ bedeutenden Quantitäten aufgenommen.

Zieht man noch in Erwägung, dass die Gase, welche in das Innere der spaltöffnungsfreien Wasserpflanzen eingedrungen sind, die Zellen derselben auf alle Fälle passirt haben müssen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, dass nicht nur durch die Spaltöffnungen der Epidermis der Landpflanzen, sondern ebenso durch die cuticularisirten Membranen der Epidermiszellen selbst, Gase in das Innere der Gewächse eindringen, und insbesondere ist es wichtig, dass die Kohlensäure, welche für den Assimilationsprozess in reichlichen Quantitäten in den Zellen zur Disposition stehen muss, die Membranen in beträchtlichen Mengen durchwandert.

Da die cellularen Lufträume mit den intercellularen Lufträumen, wie angegeben worden ist, nicht in offener Communication stehen, und da, was besonders wichtig ist, die Gase in den cellularen Räumen bei lebhafterer Transpiration der Gewächse unter negativem Druck, diejenigen der Intercellularräume aber mehr oder weniger unter Atmosphärendruck stehen, so wird der Ausgleich der Druckdifferenzen zwischen der Luft jener verschiedenen Systeme, wenn derselbe überhaupt zu Stande kommt, durch geschlossene Membranen erfolgen müssen. Uebrigens werden die Membranen der Holzelemente, wie HÖHNEL's Angaben in seiner in PRINGSHEIM's Jahrbüchern veröffentlichten Abhandlung zeigen, erst permeabel für Gase, wenn sie unter hohem Druck stehen, wenn der negative Druck in den Holzelementen also ein bedeutender geworden ist.

Uebrigens betheiligen sich durchaus nicht in allen Fällen Druckkräfte bei dem Zustandekommen der Gasbewegung im Innern der Gewächse. Wenn in Folge der Stoffwechselvorgänge oder des Assimilationsprozesses der Gleichgewichtszustand zwischen den Gasen in den Pflanzen gestört worden ist, so sucht sich derselbe vielmehr häufig genug wesentlich unter Vermittelung von Diffusionsvorgängen, wobei die mit Flüssigkeit imbibirten Zellen eine wichtige Rolle spielen, wieder herzustellen.

Sechstes Kapitel.

Die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen.

§ 38. Der Wassergehalt der Pflanzen. — Die Gewächse bedürfen des Wassers nothwendig zu ihrer normalen Entwicklung. Allerdings kann man vielen Pflanzen oder Pflanzentheilen das Wasser fast völlig oder gar gänzlich entziehen, ohne dass dieselben ihre Lebensfähigkeit einbüssen; aber eine freudige Entwicklung des vegetabilischen Organismus ist ohne die Gegenwart hinreichend grosser Wassermengen nicht möglich. Viele Algen, Pilzsporen, Flechten und Samen

1) Vergl. PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. 1873, pag. 36.

verharren in der Natur lange Zeit hindurch im wasserarmen Zustande. Ihre Vegetation ist dann aber auch sistirt; dieselbe kommt erst nach erfolgter Aufnahme grösserer Wasserquantitäten zur Geltung.

Die Wassermengen, welche die einzelnen Gewächse und die einzelnen Theile derselben enthalten, sind sehr verschiedene. Viele grüne Blätter und Stengeltheile bestehen etwa zu 75 % ihres Lebendgewichts aus Wasser. Die Runkelrübenblätter enthalten sogar unter Umständen mehr als 90 % Wasser. Ebenso sind die Knollen und Wurzeln mancher Pflanzen sowie gequollene Samen sehr wasserreich. Weniger Wasser als die genannten Pflanzentheile enthalten die Holzmassen unserer Bäume, manche Blattgebilde, viele Haare und Emergenzen, sowie manche reife Früchte und Samen.

Es ist selbstverständlich, dass der Wassergehalt eines bestimmten Pflanzentheiles sich in hohem Grade abhängig erweist von den äusseren Bedingungen, denen derselbe ausgesetzt ist. Am Tage werden die Glieder transpirirender Gewächse z. B. im Allgemeinen wasserärmer als zur Zeit der Nacht sein, und es müssen überhaupt alle diejenigen Bedingungen, welche den Transpirationsprozess deprimiren, eine Steigerung des Wassergehaltes der Pflanzenzellen herbeiführen. Weiter ist aber auch gewiss, dass der Wassergehalt der Pflanzentheile während der einzelnen Entwicklungsstadien derselben Schwankungen zeigt, die keine direkten Beziehungen zu äusseren Einflüssen erkennen lassen, sondern durch die Organisationsverhältnisse der Gewächse bedingt werden. Man hat früher wohl behauptet, dass der procentische Wassergehalt der Pflanzentheile mit zunehmendem Alter derselben stets sinke; die Unhaltbarkeit einer derartigen Auffassungsweise ist aber kürzlich von HÖHNEL[1]) dargethan worden, indem derselbe feststellte, dass viele Blätter das absolute Maximum ihres Wassergehaltes erst nach völliger Evolution zeigen. Einige Blätter verhalten sich allerdings anders.

Es ist bereits betont worden, dass eine normale Vegetation nur bei Gegenwart hinreichender Wassermengen zu Stande kommen kann. Von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugt man sich leicht, wenn man in Erwägung zieht, welche wichtigen Functionen das Wasser im lebenden vegetabilischen Organismus zu erfüllen hat. Das Wasser findet neben anderen Substanzen bei der Bildung organischer Körper Verwendung. Das Wasser dient als allgemeines Lösungsmittel, und seine Gegenwart ermöglicht erst das Zustandekommen der für die Stoffwechsel- und Wachsthumsprozesse in den Pflanzenzellen so bedeutungsvollen osmotischen Vorgänge und Imbibitionserscheinungen. Ohne die Anwesenheit hinreichender Wasserquantitäten kann die Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma nicht zu Stande kommen, und daher beobachtet man z. B., dass lufttrockene Samen nicht keimen. Erst nach erfolgter Quellung machen sich in den Samen diejenigen Stoffwechselprozesse geltend, welche das Wachsthum des Embryo schliesslich herbeiführen.

§ 39. Allgemeines über die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen. — Gewächse, welche gar nicht oder schwach transpiriren, also untergetauchte Wasserpflanzen, subterran lebende Gewächse und vegetabilische Organismen, die sich allerdings in Berührung mit der atmosphärischen Luft befinden, aber in Folge eigenthümlicher Organisationsverhältnisse höchstens geringe Feuchtigkeitsmengen an dieselbe abgeben[2]), werden fast ausschliesslich oder nur dann Wasser-

[1]) Vergl HÖHNEL, WOLLNY's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. Bd. 1. pag. 299.

[2]) Dies ist zumal bei Euphorbien, manchen Cacteen und Crassulaceen der Fall.

MÜLLER[1]) beobachtet, dass die Kohlensäure solche Blätter, deren Spaltöffnungen durch elektrische Reize geschlossen worden waren, in grösseren Mengen durchwandert, als es die atmosphärische Luft vermag. Die Substanz der Zellmembranen wirkt also unzweifelhaft absorbirend auf Gase ein, und sie verhält sich in dieser Hinsicht gerade wie Kautschuk nicht allen Gasen gegenüber in derselben Weise. Bei den mit Wasser imbibirten Membranen der lebenden Zellen kommt noch hinzu, dass das Wasser lösend auf die Gase einwirkt, und gerade die Kohlensäure wird ebenfalls vom Wasser in relativ bedeutenden Quantitäten aufgenommen.

Zieht man noch in Erwägung, dass die Gase, welche in das Innere der spaltöffnungsfreien Wasserpflanzen eingedrungen sind, die Zellen derselben auf alle Fälle passirt haben müssen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, dass nicht nur durch die Spaltöffnungen der Epidermis der Landpflanzen, sondern ebenso durch die cuticularisirten Membranen der Epidermiszellen selbst, Gase in das Innere der Gewächse eindringen, und insbesondere ist es wichtig, dass die Kohlensäure, welche für den Assimilationsprozess in reichlichen Quantitäten in den Zellen zur Disposition stehen muss, die Membranen in beträchtlichen Mengen durchwandert.

Da die cellularen Lufträume mit den intercellularen Lufträumen, wie angegeben worden ist, nicht in offener Communication stehen, und da, was besonders wichtig ist, die Gase in den cellularen Räumen bei lebhafterer Transpiration der Gewächse unter negativem Druck, diejenigen der Intercellularräume aber mehr oder weniger unter Atmosphärendruck stehen, so wird der Ausgleich der Druckdifferenzen zwischen der Luft jener verschiedenen Systeme, wenn derselbe überhaupt zu Stande kommt, durch geschlossene Membranen erfolgen müssen. Uebrigens werden die Membranen der Holzelemente, wie HÖHNEL's Angaben in seiner in PRINGSHEIM's Jahrbüchern veröffentlichten Abhandlung zeigen, erst permeabel für Gase, wenn sie unter hohem Druck stehen, wenn der negative Druck in den Holzelementen also ein bedeutender geworden ist.

Uebrigens betheiligen sich durchaus nicht in allen Fällen Druckkräfte bei dem Zustandekommen der Gasbewegung im Innern der Gewächse. Wenn in Folge der Stoffwechselvorgänge oder des Assimilationsprozesses der Gleichgewichtszustand zwischen den Gasen in den Pflanzen gestört worden ist, so sucht sich derselbe vielmehr häufig genug wesentlich unter Vermittelung von Diffusionsvorgängen, wobei die mit Flüssigkeit imbibirten Zellen eine wichtige Rolle spielen, wieder herzustellen.

Sechstes Kapitel.

Die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen.

§ 38. Der Wassergehalt der Pflanzen. — Die Gewächse bedürfen des Wassers nothwendig zu ihrer normalen Entwicklung. Allerdings kann man vielen Pflanzen oder Pflanzentheilen das Wasser fast völlig oder gar gänzlich entziehen, ohne dass dieselben ihre Lebensfähigkeit einbüssen; aber eine freudige Entwicklung des vegetabilischen Organismus ist ohne die Gegenwart hinreichend grosser Wassermengen nicht möglich. Viele Algen, Pilzsporen, Flechten und Samen

[1]) Vergl. PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. 1873, pag. 36.

verharren in der Natur lange Zeit hindurch im wasserarmen Zustande. Ihre Vegetation ist dann aber auch sistirt; dieselbe kommt erst nach erfolgter Aufnahme grösserer Wasserquantitäten zur Geltung.

Die Wassermengen, welche die einzelnen Gewächse und die einzelnen Theile derselben enthalten, sind sehr verschiedene. Viele grüne Blätter und Stengeltheile bestehen etwa zu 75% ihres Lebendgewichts aus Wasser. Die Runkelrübenblätter enthalten sogar unter Umständen mehr als 90% Wasser. Ebenso sind die Knollen und Wurzeln mancher Pflanzen sowie gequollene Samen sehr wasserreich. Weniger Wasser als die genannten Pflanzentheile enthalten die Holzmassen unserer Bäume, manche Blattgebilde, viele Haare und Emergenzen, sowie manche reife Früchte und Samen.

Es ist selbstverständlich, dass der Wassergehalt eines bestimmten Pflanzentheiles sich in hohem Grade abhängig erweist von den äusseren Bedingungen, denen derselbe ausgesetzt ist. Am Tage werden die Glieder transpirirender Gewächse z. B. im Allgemeinen wasserärmer als zur Zeit der Nacht sein, und es müssen überhaupt alle diejenigen Bedingungen, welche den Transpirationsprozess deprimiren, eine Steigerung des Wassergehaltes der Pflanzenzellen herbeiführen. Weiter ist aber auch gewiss, dass der Wassergehalt der Pflanzentheile während der einzelnen Entwicklungsstadien derselben Schwankungen zeigt, die keine direkten Beziehungen zu äusseren Einflüssen erkennen lassen, sondern durch die Organisationsverhältnisse der Gewächse bedingt werden. Man hat früher wohl behauptet, dass der procentische Wassergehalt der Pflanzentheile mit zunehmendem Alter derselben stets sinke; die Unhaltbarkeit einer derartigen Auffassungsweise ist aber kürzlich von HÖHNEL[1]) dargethan worden, indem derselbe feststellte, dass viele Blätter das absolute Maximum ihres Wassergehaltes erst nach völliger Evolution zeigen. Einige Blätter verhalten sich allerdings anders.

Es ist bereits betont worden, dass eine normale Vegetation nur bei Gegenwart hinreichender Wassermengen zu Stande kommen kann. Von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugt man sich leicht, wenn man in Erwägung zieht, welche wichtigen Functionen das Wasser im lebenden vegetabilischen Organismus zu erfüllen hat. Das Wasser findet neben anderen Substanzen bei der Bildung organischer Körper Verwendung. Das Wasser dient als allgemeines Lösungsmittel, und seine Gegenwart ermöglicht erst das Zustandekommen der für die Stoffwechsel- und Wachsthumsprozesse in den Pflanzenzellen so bedeutungsvollen osmotischen Vorgänge und Imbibitionserscheinungen. Ohne die Anwesenheit hinreichender Wasserquantitäten kann die Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma nicht zu Stande kommen, und daher beobachtet man z. B., dass lufttrockene Samen nicht keimen. Erst nach erfolgter Quellung machen sich in den Samen diejenigen Stoffwechselprozesse geltend, welche das Wachsthum des Embryo schliesslich herbeiführen.

§ 39. Allgemeines über die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen. — Gewächse, welche gar nicht oder schwach transpiriren, also untergetauchte Wasserpflanzen, subterran lebende Gewächse und vegetabilische Organismen, die sich allerdings in Berührung mit der atmosphärischen Luft befinden, aber in Folge eigenthümlicher Organisationsverhältnisse höchstens geringe Feuchtigkeitsmengen an dieselbe abgeben[2]), werden fast ausschliesslich oder nur dann Wasser-

[1]) Vergl HÖHNEL, WOLLNY's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. Bd. 1. pag. 299.

[2]) Dies ist zumal bei Euphorbien, manchen Cacteen und Crassulaceen der Fall.

mengen von aussen aufnehmen, wenn im Organismus in Folge der Bildung organischer Stoffe oder des Wachsthumsprozesses Wasser verbraucht worden ist.

Neben dieser langsamen Wasserbewegung macht sich in vielen Pflanzen eine rapide Wasserströmung geltend, die dahin führt, dass den Organismus in kurzer Zeit Flüssigkeitsmassen durchwandern, deren Gewicht und Volumen weit beträchtlicher als dasjenige der Pflanzen selbst ist. Gewächse nämlich, welche Blätter von zarter Structur und erheblicher Flächenentwicklung besitzen, müssen an die Atmosphäre, wenn sie sich mit derselben in Berührung befinden, bedeutende Wasserquantitäten abgeben. In Folge der Transpiration werden die Blätter wasserärmer; sie suchen daher den Zweigen, von welchen sie getragen werden, Wasser zu entziehen. Diese sind dann bestrebt, den Feuchtigkeitsverlust ebenfalls wieder zu decken, und auf diese Weise entsteht in den Pflanzen in Folge der Transpiration eine lebhafte Wasserströmung. Wenn die Transpiration zur Geltung kommt, und die Pflanzen bedeutende Wassermengen verlieren, so müssen sie, um frisch und turgescirend zu bleiben, entsprechende Feuchtigkeitsmengen von aussen aufnehmen.

Sowol die langsame, durch Neubildung organischer Körper in den Pflanzenzellen oder durch *Wachsthumsprozesse* bedingte Wasserströmung, als auch die in Folge der Transpiration zur Geltung kommende lebhafte Wasserströmung, führen schliesslich eine Wasseraufnahme seitens der Pflanze herbei, und in beiden Fällen ist es der *Verbrauch des im Organismus vorhandenen Wassers*, welcher als letzte Ursache dieser Wasseraufnahme angesehen werden muss. In anderen Fällen hat ein derartiger Verbrauch des in den Pflanzenzellen bereits vorhandenen Wassers mit der Wasseraufnahme nichts zu thun. Wenn z. B. in den Wurzelzellen schwach transpirirender Gewächse bedeutende Druckkräfte entwickelt werden, oder wenn Samen, die sich in Contact mit Wasser befinden, Quellungserscheinungen zeigen, so setzt das Zustandekommen dieser Prozesse eine Wasseraufnahme seitens der Pflanzentheile voraus, die zu einem Wasserverbrauch im erwähnten Sinne nicht in Beziehung steht, sondern deren Ursachen in osmotischen Prozessen und Imbibitionsvorgängen zu suchen sind.

Das Wasser wird von den Gewächsen in verschiedenen Formen und durchaus nicht immer mit Hülfe derselben Organe aufgenommen. Ich habe mich selbst mit eingehenden Untersuchungen über die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen beschäftigt, und ich verweise denjenigen Leser, der sich speciell mit dem Studium der in dem folgenden Paragraphen kurz zu behandelnden Verhältnisse beschäftigen will, auf meine bezüglichen Abhandlungen.[1])

§ 40. *Die Aufnahme tropfbar-flüssigen Wassers seitens der Pflanzen.* — a) *Wasseraufnahme der Wurzeln.* Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme seitens der Wurzeln, wenn sich diese Organe nicht im Boden, sondern im Wasser entwickeln.[2]) Es stellen sich der

[1]) Vergl. DETMER, WOLLNY's Forschungen auf dem Gebiete d. Agriculturphysik, Bd. I. Heft 2 und Journal f. Landwirthschaft, 27. Jahrgang, pag. 91.

[2]) Hier sei erwähnt, dass die Wassermenge, welche die Wurzeln in bestimmter Zeit aufnehmen, sich von verschiedenen Momenten abhängig erweist. Einerseits wird sie natürlich bestimmt durch die Ausgiebigkeit im Verlaufe derjenigen Prozesse, welche die Wasseraufnahme überhaupt herbeiführen können (Transpiration etc.). Andererseits ist aber zu erwähnen, dass die Geschwindigkeit, mit der die Imbibitionsprozesse, welche die Wasseraufnahme seitens der Wurzelzellen bedingen, zur Geltung kommen, wie bekannt, im hohen Grade abhängig von Temperaturverhältnissen und der Concentration der zur Disposition stehenden Flüssigkeit ist.

Wasseraufnahme dann keine weiteren Schwierigkeiten in den Weg.[1]) Viel verwickelter werden die Erscheinungen, wenn sich die Wurzeln in Berührung mit Bodenmassen befinden.[2]) Die einzelnen Bodenelemente (Skelett- und Feinerdetheilchen) lassen zwar Hohlräume zwischen sich, die zu bestimmten Zeiten mit Wasser angefüllt sein können, welches dann natürlich auch von den Wurzeln aufgenommen wird, aber viele Pflanzen, z. B. die meisten unserer Culturgewächse, gedeihen in einem völlig mit Wasser durchtränkten Boden nicht normal, sondern entwickeln sich nur dann üppig, wenn die Hohlräume des Bodens wenigstens für gewöhnlich Luft und keine Flüssigkeit enthalten. Somit leuchtet ein, dass die Wasser aufnehmenden Wurzelzellen (Wurzelhaare etc.) die Fähigkeit besitzen müssen, den compacten Bodenbestandtheilen Feuchtigkeitsmengen zu entziehen. Die Skelett- und Feinerdepartikelchen umgeben sich, wenn sie mit Wasser in Wechselwirkung gerathen, mit Flüssigkeitshüllen. Sie halten das Wasser durch Adhäsionskräfte fest, und die Wurzeln können die Flüssigkeit erst nach Ueberwindung dieser Kräfte aufsaugen. Die sich unmittelbar bei der Wasseraufnahme seitens der Wurzeln geltend machenden Prozesse sind immer Imbibitionsvorgänge. Transpiriren die Gewächse stark, so wird den Wurzelzellen das Wasser, welches sie bereits aufgenommen, schnell entzogen. Die Imbibitionsfähigkeit der Membranen der Wurzelzellen kann sich in Folge dessen aufs Neue geltend machen, und die Wasserverdunstung der Pflanzen ruft auf diesem Wege eine fortdauernde Wasseraufnahme aus dem Boden hervor. Bei schwacher oder gänzlich unterdrückter Transpiration der Gewächse kommen sehr häufig in den Wurzelzellen selbst, wie später eingehender gezeigt werden soll, Druckkräfte zu Stande. Dieselben verdanken osmotischen Vorgängen ihre Entstehung, und man sieht also bei einiger Aufmerksamkeit, dass den Membranen der aufsaugenden Wurzelzellen unter bestimmten Umständen auch durch osmotische Prozesse Wasser entzogen werden kann, welcher Vorgang ebenfalls schliesslich zu einer erneuten Flüssigkeitsaufnahme von aussen führen muss.

Es ist bereits oben betont worden, dass sich die Bodenpartikelchen in Contact mit Wasser mit Flüssigkeitshüllen umgeben. Die gröberen Bodenelemente werden natürlich relativ weniger Wasser in Folge von Adhäsionswirkungen festhalten als die feineren, und überdies ist zu bemerken, dass die einzelnen Theile der die Bodenelemente umgebenden Wasserhüllen von denselben nicht mit gleicher Energie angezogen werden. Auf die Theilchen der äusseren Regionen der Wasserhüllen üben die Bodenpartikelchen schwächere Anziehungskräfte als auf diejenigen aus, welche ihnen näher liegen, und diese letzteren können ihnen in Folge dessen nicht so leicht wie die ersteren entzogen werden. Je feinkörniger das Bodenmaterial, je grösser also die zur Wirkung kommende Gesammtoberfläche des Bodenmaterials ist, um so grössere Wassermengen werden von diesem letzteren

[1]) Ebenso gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme für die Luftwurzeln, die bekanntlich bei Baumfarnen, Aroideen und Orchideen etc. vorkommen, sehr einfach. Das den genannten Organen direkt oder in Folge von Thaubildung zugeführte Wasser kann ohne Schwierigkeiten von denselben aufgenommen werden.

[2]) Dasjenige, was im Folgenden gesagt wird, hat ebenso Bedeutung für die Beurtheilung derjenigen Vorgänge, die sich bei der Wasseraufnahme solcher Pflanzen geltend machen, die, wie z. B. die Muscineen, keine Wurzeln, sondern nur Wurzelhaare besitzen. Ferner wird es hier keiner besonderen Auseinandersetzungen über die Wasseraufnahme der Thallophyten (Algen und Pilze) und der parasitisch lebenden Pflanzen bedürfen.

im Stande sind, tropfbar-flüssiges Wasser von aussen aufzunehmen, nicht ohne Interesse.

Die experimentelle Behandlung des hier berührten Gegenstandes ist mit manchen Schwierigkeiten verbunden, und diesem Umstand muss es auch wol zugeschrieben werden, dass jene Frage von verschiedenen Beobachtern in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden ist. Ich gehe hier nicht weiter auf die Literatur über die in Rede stehenden Verhältnisse ein, sondern bemerke nur, dass nach den neueren Untersuchungen und auch nach den Beobachtungen, welche ich in verschiedenen bereits in diesem Paragraphen citirten Abhandlungen mitgetheilt habe, die unversehrten Blattoberflächen in der That die Fähigkeit besitzen, tropfbar-flüssiges Wasser, mit dem sie in Contact gerathen, aufzunehmen.[1]

Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme seitens der Blätter, wenn sich dieselben unter Wasser befinden. Die Epidermis submerser Blätter erscheint meistens spaltöffnungsfrei; ebenso führt die Cuticula kein Wachs, und der Wasseraufnahme, die allerdings für den in Rede stehenden Fall höchstens in sehr beschränktem Maasse zur Geltung kommen kann, stellen sich keine Schwierigkeiten entgegen. Dagegen erschweren die in und auf der Cuticula der sich mit Luft in Berührung befindenden Blätter vorhandene Wachsmengen die Wasseraufnahme in hohem Grade.

Werden mit Wachsüberzügen versehene Blätter unter Wasser getaucht, so macht sich ein sehr schönes Phänomen geltend. Die Pflanzentheile erscheinen nämlich von einer bald mehr, bald minder deutlichen, silberglänzenden Schicht überzogen, die nur hier und dort das Grün des Chlorophyllfarbstoffes hervorteten lässt. Die Ursache dieser Erscheinung ist darin zu suchen, dass die Wachsmengen nicht benetzbar sind und das Licht nun in Folge des Vorhandenseins einer Luftschicht zwischen der Blattsubstanz und dem Wasser eine totale Reflexion erfährt. Entfernt man die Blätter aus dem Wasser, so sieht man, dass die Cuticula über dem Blattparenchym in der That keine Benetzung erfahren hat; nur an denjenigen Theilen der Blätter, die unter Wasser grün erschienen, an den grösseren Blattnerven sowie an etwa vorhandenen Haaren, hängen in perlenschnurartiger Anordnung Wassertropfen. Verharren die Blätter längere Zeit unter Wasser, so verschwindet der erwähnte Silberglanz allmählich, und die Flüssigkeit adhärirt an der gesammten Blattfläche.

Werden aber Pflanzentheile, die man mit Wasser in Berührung bringt, von demselben direkt oder nach einiger Zeit benetzt, so wird die Flüssigkeit — dies kann a priori angenommen werden — auch in die Zellmembranen selbst eindringen. In der That wird die Richtigkeit dieser Voraussetzung durch die Resultate bezüglicher Untersuchungen, die von Eder[2] durchgeführt worden sind, bestätigt. Die Experimente des genannten Beobachters haben ergeben, dass die spaltöffnungsfreie, aber wachshaltige Epidermis mancher Blätter in Berührung mit Wasser erst nach Verlauf mehrerer Tage permeabel für die Flüssigkeit wird, während die Epidermis anderer Blätter das Wasser bereits nach Verlauf kurzer Zeit aufzunehmen im Stande ist. Uebrigens habe ich in verschiedenen Abhandlungen darauf hingewiesen, dass die Spaltöffnungen, wenn sie vorhanden,

[1] Die Blätter können übrigens nur dann Wasser von aussen aufnehmen, wenn ihr Gewebe nicht bereits mit Wasser völlig gesättigt ist. Blätter, die man von sehr schwach transpirirenden Pflanzen abschneidet, sind unfähig, weitere Wassermengen zu absorbiren.

[2] Vergl. Eder, Separatabdruck aus d. 72. Bande d. Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien.

nicht ganz ohne Bedeutung für die Vorgänge der Wasseraufnahme seitens der Blätter erscheinen.

Die physiologische Bedeutung des Prozesses der Wasseraufnahme seitens der Blätter ist, wie bereits angedeutet, keine erhebliche. Wichtig ist aber dennoch dies, dass die Blätter zumal am Abend, wenn die Pflanzen mehr oder minder welk erscheinen, und wenn nun Thau fällt, gewisse Flüssigkeitsmengen, mit denen ihre Oberfläche in Berührung gelangt, aufzusaugen vermögen.

Das bisher Gesagte bezog sich immer nur auf das Verhalten der Blattspreite dem Wasser gegenüber. Es muss deshalb noch bemerkt werden, dass auch der Blattstiel nach erfolgter Benetzung im Stande ist, gewisse Feuchtigkeitsmengen zu absorbiren. Ferner ist zu erwähnen, dass manche Blätter an ihrer Basis grosse Scheiden entwickeln, mit denen sie den Stengel umfassen. Dies ist namentlich bei Pflanzen aus der Familie der Umbelliferen, z. B. bei den *Heracleum-*, *Angelica-* und *Laserpitium*species der Fall. Ich fand, dass die Blattscheiden oft sehr bedeutende Wassermengen führen, und dass sie selbst noch viel Wasser enthalten, wenn nach Regenwetter trockene Witterung eingetreten und die übrigen oberirdischen Organe der Gewächse bereits völlig abgetrocknet sind. Das in den Blattscheiden angesammelte Wasser kann unzweifelhaft in das Innere der Pflanzen eindringen.

Sehr interessant ist das Verhalten gewisser Blattgebilde des Blüthenstandes von *Carlina acaulis* dem Wasser gegenüber. Diese Pflanze, welche zu den Compositen gehört, besitzt ein sehr entwickeltes Involucrum, und die inneren glänzend weissen Blätter desselben legen sich bei Regenwetter über den Blüthenkopf zusammen; die Unterseite der Blattgebilde ist dann convex, die Oberseite derselben aber concav gekrümmt. Bei trockener Witterung breiten sich die Involucralblätter strahlig aus; ihre Unterseite ist dann concav, ihre Oberseite aber convex gekrümmt. Werden trockene Involucralblätter der *Carlina*, mögen sie sich noch im Zusammenhange mit der Pflanze befinden oder lange Zeit von derselben abgetrennt aufbewahrt worden sein, mit Wasser benetzt, so macht sich eine lebhafte Bewegungserscheinung geltend, und die Unterseite der Blattgebilde wird convex, die Oberseite aber concav. Diese Bewegungserscheinung tritt aber nur ein, wenn die mittlere Partie der Unterseite der Blätter mit Wasser in Contact geräth, und die Ursache derselben ist darin zu suchen, dass die Membranen der betreffenden Zellen der Unterseite der Organe sich sehr schnell mit Wasser imbibiren und sich in Folge dessen lebhaft ausdehnen.[1])

c) Wasseraufnahme der Stammgebilde. Ueber die Wasseraufnahme solcher Stengelgebilde, die noch grün sind und von Epidermis überzogen werden, brauchen wir uns hier nicht weiter auszusprechen, denn die bezüglichen Verhältnisse sind ohne Weiteres unter Berücksichtigung des unter b Gesagten verständlich.

Aeltere, mit Periderm überzogene Zweige können nur unter Vermittelung etwa vorhandener Lenticellen und Rindenrisse Wasser, welches mit ihrer Oberfläche in Berührung gelangt, aufnehmen. Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse, wenn Kartoffelknollen mit Wasser in Contact gerathen, da das mehrschichtige Korkgewebe derselben impermeabel für Wasser ist. Die Flüssigkeitsaufnahme ungeschälter Kartoffeln ist stets nur eine unbedeutende.

d) Wasseraufnahme der Früchte. Viele Früchte (Steinfrüchte, Beeren)

---

[1]) Man vergl. DETMER, Journal f. Landwirthschaft. 27. Jahrgang. pag. 111.

sind sehr wasserreich. Diese Früchte nehmen aber, wie ich fand, wenn ihre unversehrte Oberfläche mit Wasser in Contact geräth, und wenn sie noch nicht das Maximum ihres Wassergehaltes erreicht haben, doch noch Flüssigkeit von aussen auf. Die Erscheinung, dass saftige Früchte häufig bei regnerischer Witterung aufreissen, hat einerseits in einer solchen Wasseraufnahme seitens der Früchte ihren Grund; insbesondere wird sie aber dadurch bedingt, dass die gesammte Transpiration der Pflanzen unter den angedeuteten Verhältnissen sehr gering ist, die Wurzeln dem Boden erhebliche Feuchtigkeitsmengen entziehen, und die Zellen im Innern der Früchte nun in Folge ihres starken Turgors ein Zerreissen der weniger dehnbaren Gewebepartien (zumal des Epicarps) herbeiführen.

Das Gewebe vieler Früchte trocknet bei der Reife derselben fast völlig aus, und wenn die Samen die Früchte nicht verlassen, sondern vom Pericarpium umschlossen an die Orte, welche sich für ihre Keimung eignen, gelangen, so gewinnt das Verhalten der Gewebe der Fruchtschale dem Wasser gegenüber eine erhebliche Bedeutung. Mit grosser Leichtigkeit dringt das Wasser z. B. in das Gewebe der Fruchtschale der Gräser ein. Die Samen der Gramineen quellen in Folge dessen sehr schnell, und die Evolution des Embryo beginnt bereits, wenn die in Rede stehenden Schliessfrüchte sich nur kurze Zeit lang mit Wasser in Contact befunden haben. In anderen Fällen setzen die Gewebe des Pericarpiums dem Eindringen des Wassers einen grösseren Widerstand entgegen, ein Verhältniss, welches nicht ohne Einfluss auf den Verlauf gewisser Prozesse bei der Keimung der vorhandenen Samen sein kann.

e) Wasseraufnahme der Samen. Es ist bekannt, dass die Samen im reifen Zustande relativ arm an Feuchtigkeit sind. Die vorhandenen Wassermengen reichen durchaus nicht hin, um den Embryo zur Entwicklung anzuregen. Soll die Keimung der Samen erfolgen, so muss denselben tropfbar-flüssiges Wasser zugeführt werden, und es handelt sich zunächst um die Frage, welche Kräfte das Eindringen des Wassers in die Substanz der Samen vermitteln. Vor allen Dingen ist hier auf die Imbibitionskräfte hinzuweisen. Die Testa der Samen saugt das Wasser von aussen auf, aber wenn die Tagmen der Cellulosemembranen sich mit Wasserhüllen umgeben haben, so wird ihnen sofort eine gewisse Feuchtigkeitsmenge von den Tagmen der im Innern der Samen vorhandenen Gewebemassen wieder entzogen. Dieser Vorgang muss sofort zu einer erneuten Wasseraufnahme von aussen führen, und auf diesem Wege geht der Same allmählich in den gequollenen Zustand über. Ueberdies machen sich aber bei dem Zustandekommen der Quellung osmotische Prozesse geltend, indem gewisse in den Zellen der Samen vorhandene Stoffe eine lebhafte Anziehungskraft auf die Wassermoleküle ausüben. Die Zellen füllen sich nach und nach mit Wasser an; sie turgesciren und geben, wie hier noch bemerkt werden mag, in Folge des Zustandekommens der osmotischen Vorgänge kleine Quantitäten anorganischer sowie organischer Stoffe an das Quellwasser nach aussen ab. In besonderen Fällen treten aber neben den Imbibitionsprozessen und den osmotischen Vorgängen bei der Quellung der Samen noch anderweitige Prozesse, die zu einer Wasseraufnahme führen müssen, deutlicher hervor. Die Epidermiszellen der Testa mancher Samen (Quitten-, Leinsamen etc.) besitzen Membranen, welche ausserordentlich stark schleimig verdickt sind.[1]) In Contact mit Wasser umgeben

---

[1]) Man vergl. HOFMEISTER, Berichte d. sächs. Gesellschaft d. Wiss., 1858 und FRANK, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenchaftl. Botanik, Bd. 5. pag. 161.

sich die erwähnten Samen daher mit einer Schleimschicht, und dieselbe verdankt nicht etwa dem Zustandekommen von Imbibitionsvorgängen ihre Entstehung, denn diese können immer nur begrenzte Quellung zur Folge haben. Bei der Schleimbildung gehen vielmehr einerseits bestimmte Stoffe der Verdickungsmassen der Zellen in Lösung, andererseits aber bleibt ein gewisser Theil der Verdickungsmassen ungelöst und mischt sich in Folge unbegrenzter Quellung mit den Wassermolekülen (Permixtionsprozess). Endlich ist noch zu bemerken, dass die Testa der Samen von *Canna* mit Spaltöffnungen bedeckt ist, welche das Wasser, mit dem die Pflanzentheile in Contact gerathen, capillar aufsaugen und in das Innere der Samen leiten können.

Die angeführten Thatsachen weisen bereits darauf hin, dass die Beschaffenheit der Gewebemassen der Testa in genauester Beziehung zu dem Verlauf der Quellungserscheinungen stehen muss. Und dasselbe tritt noch deutlicher hervor, wenn man bedenkt, dass die Zellen der Testa in der That häufig genug eine ganz eigenthümliche Ausbildung erfahren und in Folge dessen sehr beschleunigend oder sehr verlangsamend auf den Verlauf der Quellung einwirken. Ungemein leicht quellen z. B. die Samen von *Cydonia* und *Linum*, indem die schleimigen Verdickungsmassen der Epidermiszellen der Testa selbst die geringsten Wassermengen, mit denen sie in Contact gelangen, lebhaft anziehen. Andere Samen (Erbsen, Bohnen etc.) quellen zwar bei weitem nicht so leicht wie die soeben angeführten, aber ihre Testa setzt dem Eindringen des Wassers doch keineswegs erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Andere Samenarten quellen dagegen ausserordentlich langsam. Derartiges lässt sich z. B. leicht constatiren, wenn man grössere Samenquantitäten von *Lupinus*, *Trifolium* oder *Robinia* mit Wasser in Berührung bringt.[1]) Es zeigt sich dann, dass manche Samenindividuen selbst nach Wochen oder Monaten noch hart sind und kein Wasser absorbirt haben. Die Ursache dieser Erscheinung ist in einer eigenthümlichen Beschaffenheit der Zellen der Pallisadenschicht der Testa jener Samen zu suchen. Die Zellen setzen dem Eindringen des Wassers einen ausserordentlichen Widerstand entgegen, aber derselbe wird sofort beseitigt, wenn man die Testa an irgend einer Stelle verletzt.

Die Untersuchungen über den Quellungsprozess haben nun weiter ergeben, dass die Quellungscapacität verschiedener Samenspecies sehr verschieden ist, so dass also eine Samenart weit mehr Wasser aufzunehmen vermag, bis die Quellung zum Stillstande gelangt, als eine andere. Sieht man von den individuellen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Samenkörner einer grösseren Samenprobe ab, so lässt sich hervorheben, dass die Körner des Weizens und Roggens etwa 50—60% Wasser aufsaugen können, während z. B. Bohnen- und Erbsensamen mehr als 100% Wasser absorbiren. Höhere Temperatur des Quellungswassers steigert die Quellungscapacität nicht,[2]) aber übt selbstverständlich einen Einfluss auf den Verlauf des Quellungsactes aus, indem das Quellungsmaximum, d. h. die Ausdehnung, welche ein Körper in Contact mit Wasser überhaupt erfahren kann, bei höherer Temperatur weit schneller als bei niederer erreicht wird.

Aus unseren Erörterungen über das Wesen des Imbibitionsprozesses geht hervor, dass jedes organisirte Gebilde, dessen Tagmen sich mit Wasserhüllen umgeben, eine Volumenzunahme erfahren muss. Und in der That lässt sich dies bei dem Studium der Quellungserscheinungen der Samen in ausgezeichneter

---

[1]) Vergl. NOBBE, Versuchsstationen. Bd. 20. pag. 71.

[2]) Vergl. REINKE, HANSTEIN's botan. Abhandlungen. Bd. 4. Hft. 1. pag. 82.

Weise constatiren, denn man braucht nur einen Samen, z. B. eine Erbse, mit Wasser in Berührung zu bringen, und man wird alsbald beobachten, dass derselbe in dem Maasse wie er sich mit Wasser imbibirt, sein Volumen vergrössert. Für die Physiologie hat nun die Frage ein besonderes Interesse, ob die Grösse der Volumenzunahme der Grösse der absorbirten Wassermenge genau entspricht oder ob dies nicht der Fall ist. Ich habe mich in verschiedenen Abhandlungen über den Keimungsprozess sowie in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen bemüht, die hier berührte Frage genauer zu beantworten. Die bezüglichen Untersuchungen haben ergeben, dass manche Samen, was hier für uns von besonderem Interesse erscheint, in der That ihr Volumen in Folge der Quellung stärker vergrössern, als der absorbirten Wasserquantität entspricht, und diese Erscheinung ist von mir darauf zurückgeführt worden, dass bei der Quellung zwischen der Testa und den inneren Theilen der Samen mit verdünnter Luft erfüllte Hohlräume entstehen, und dass der Fortgang der Quellung zu einer Erweiterung der z. B. in den Cotyledonen der Erbsen vorhandenen und mit Luft erfüllten Intercellularräume führen muss. Die Resultate meiner Untersuchungen lassen nun auch auf die Beobachtungen über das Zustandekommen von Druckkräften in Folge der Quellung, die von verschiedenen Forschern gemacht worden sind, ein helles Licht fallen. Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass z. B. Erbsen, wenn sie sich in verschlossenen Gefässen mit Wasser in Berührung befinden, auf die Wandungen der Gefässe, weil sie eine Volumenzunahme erfahren, die grösser als diejenige ist, welche den absorbirten Wassermengen entspricht, in Folge der Quellung einen Druck geltend machen müssen. Aber man hat die auf diesem Wege zu Stande kommenden Druckwirkungen oft genug zu hoch angeschlagen, und es waren namentlich bei der Ausführung der bekannten Versuche mit Samen von HALES[1]) ganz andere Momente, welche die bedeutenden Druckwirkungen erzeugten. HALES setzte seine Versuche nämlich mehrere Tage lang fort; das Untersuchungsmaterial ging allmählich in Zersetzung über, und der schliesslich constatirte Druck war hier also nicht in erster Linie durch den Quellungsprozess selbst, sondern durch die Spannung der sich bildenden Gase hervorgerufen.

§ 41. Die Wassergasaufnahme seitens der Pflanzen. — Wenn die Luft im Innern der Pflanzen, was allerdings nicht sehr häufig der Fall sein wird, ärmer an Wassergas ist, als die atmosphärische Luft, so wird Wassergas von aussen durch die Spaltöffnungen der Gewächse in die Intercellularräume eindringen. Dieses Wassergas kann von direkter Bedeutung für den vegetabilischen Organismus werden, wenn dasselbe in Folge von Abkühlung der Gewächse im Innern derselben zu tropfbar-flüssigem Wasser condensirt wird.

Die Frage, ob gewöhnliche Laubblätter im lebensthätigen Zustande befähigt sind, Wassergas zu verdichten, muss ich auf Grund meiner Versuche entschieden im verneinenden Sinne beantworten, denn die Blätter bedürfen zur normalen Entwicklung so viel Wasser, dass sie selbst unmittelbar nach ihrem durch Abwelken herbeigeführten Tode noch sehr reich an Feuchtigkeit sind, so dass sogar zu dieser Zeit an das Zustandekommen einer Wassergasverdichtung nicht gedacht werden kann. Andere Pflanzentheile sind aber, weil sie selbst in der Natur im Zusammenhang mit den sie tragenden Organen, sehr bedeutend austrocknen, in der That, wie ich fand, im Stande, Wassergas zu verdichten, und dies Wassergasverdichtungsvermögen ist nicht ganz ohne biologische Bedeutung

[1]) Vergl. HALES, veget. Staticks. 1727. pag. 204.

für das Pflanzenleben. Derartig verhalten sich die gereiften Samen von *Pisum* und *Cucurbita*, sowie die Pappushaare von *Cirsium arvense*, die Grannen von *Avena*, die Schnäbel der Geranienfrüchte, und die Kapselstiele mancher Laubmoose.[1]) Auch Flechten *Evernia-*, *Bryopogon-* und *Ramalina*arten) trocknen, wie ich fand, in der Natur oft soweit aus, dass sie im Stande sind, Wassergas zu verdichten.

Siebentes Kapitel.

Die Wasserbewegung in den Pflanzen.

§ 42. Allgemeines. — Es ist bereits, als von der Wasseraufnahme seitens der Pflanzen die Rede war, darauf hingewiesen worden, dass dieselbe durch Verbrauch des im Organismus vorhandenen Wassers herbeigeführt werden kann, dass die Wasseraufnahme aber unter Umständen auch gar nichts mit einem Wasserverbrauch zu thun hat. Ebenso ist die Wasserbewegung in den Gewächsen in vielen Fällen Folge des Wasserverbrauchs; unter Umständen wird sie indessen durch ganz andere Momente bedingt.

Wenn abgehauene Baumstämme, Knollen oder Zwiebeln in einer mehr oder minder trockenen Atmosphäre verharren und keine Gelegenheit finden, von aussen Wasser aufzunehmen, so zeigt sich dennoch häufig, dass die vorhandenen Knospen zur Entfaltung gelangen. Die jungen, sich entfaltenden Blätter müssen das für ihr Wachsthum erforderliche Wasser den nicht wachsenden Pflanzentheilen entziehen; diese werden allmählich wasserärmer und trocknen mehr und mehr aus. Das Wasser bewegt sich also in dem hier in Rede stehenden Fall continuirlich dem Verbrauchsorte zu, und ganz ähnliche Erscheinungen, allerdings in viel grossartigerem Maassstabe, machen sich in lebhaft transpirirenden Gewächsen geltend. Wenn den Transpirationsorganen, insbesondere den Blättern, das Wasser entzogen wird, indem die Atmosphäre vor allen Dingen das in den Intercellularräumen gebildete Wassergas unter Vermittelung der Spaltöffnungen aufnimmt, so suchen die Blattzellen, welche Feuchtigkeit verloren haben, immer wieder neues Wasser aufzunehmen, und dadurch kommt eine Wasserbewegung in den Pflanzen zu Stande, die, an dem Orte des Verbrauchs verursacht, nach rückwärts immer weiter und weiter um sich greift.

Der Wasserverbrauch, speciell der durch Transpiration veranlasste, ist aber keineswegs als alleinige Ursache der Wasserbewegung in den entwickelten, von der Luft umgebenen Gewächsen anzusehen. Es kommen nämlich sehr häufig in den Wurzeln sowie in anderweitigen Organen Wasserbewegungen zu Stande, die, durch osmotische Verhältnisse verursacht, gar nichts mit der Transpiration zu thun haben. Diese Wasserbewegung, welche sehr oft Veranlassung zur Entstehung bedeutender Druckverhältnisse in den Gewächsen giebt, macht sich sogar nur dann in ausgiebiger Weise geltend, wenn die Wasserverdunstung möglichst deprimirt ist. Gerade dieser Umstand, dass die Phänomene der Wasserbewegung in den Gewächsen durch sehr verschiedene Grundursachen bedingt werden, erschwert das Verständniss der Gesammterscheinung in hohem Grade, und es ist bei der Behandlung der in Rede stehenden Verhältnisse vor allen Dingen nothwendig, die elementaren Prozesse wol aus einander zu halten.

[1]) Man vergl. auch WICHURA, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 2. pag. 193.

§ 43. **Der Wurzeldruck. a) Das Phänomen des Wurzeldrucks im Allgemeinen.** — Wenn eine Pflanze stark transpirirt, so wird die Wasserbewegung in derselben vor allen Dingen durch Imbibitionsprozesse vermittelt. Diese Imbibitionsvorgänge können natürlich nur in der Substanz der Zellwände selbst verlaufen, und man beobachtet in der That, dass die Capillaren des Holzes zur Zeit starker Wasserverdunstung im Allgemeinen keine Flüssigkeiten, sondern Luft enthalten. Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse im Frühjahr vor der Entfaltung der Knospen oder überhaupt unter Umständen, welche die Transpirationsgrösse der Gewächse beträchtlich herabsetzen. Dann füllen sich die Holzgefässe mit Flüssigkeit an, und wenn man die Pflanzen anbohrt oder den Stamm derselben dicht über dem Boden abschneidet, so quillt die Flüssigkeit in geringerer oder grösserer Quantität hervor. Um die hier in Rede stehenden Erscheinungen bequem beobachten zu können, verfährt man zweckmässig derartig, dass man, nachdem der Stamm der Gewächse dicht über der Bodenoberfläche durchschnitten worden ist, mit Hülfe eines wohl schliessenden Kautschukschlauches ein Glasrohr (Steigrohr) auf den sich noch mit der Wurzel in Verbindung befindenden Stammstumpf aufsetzt. Der Flüssigkeitsausfluss beginnt nun alsbald, und das Steigrohr füllt sich mehr und mehr mit Flüssigkeit an. Man kann sich leicht davon überzeugen, dass dieselbe aus dem Holzkörper, bei Monocotyledonen aus dem Xylemtheil der zerstreuten Fibrovasalstränge, hervorquillt. Das Volumen der austretenden Flüssigkeitsmenge ist nach Verlauf einiger Zeit viel grösser geworden, als das Volumen des ganzen Wurzelstocks, Beweis genug dafür, dass die Wurzeln während des Versuchs Wasser aus dem Boden aufnehmen und dasselbe nach aufwärts befördern. Die hier berührte Erscheinung des Saftausflusses aus Wurzelstöcken hat man an sehr vielen Pflanzen beobachtet (*Vitis vinifera*, *Betula*, *Acer*, *Cucurbita*, *Ricinus*, *Begonia*, *Helianthus* etc. etc.).[1] Die genannten Pflanzen liefern sämmtlich bedeutende Saftmengen, und der Saftausfluss kann viele Tage lang, ja selbst wochenlang fortdauern. Andere Gewächse liefern nur wenig Saft, und einige sollen nach PITRA's Angabe aus allerdings noch nicht genau bekannten Ursachen, überhaupt niemals Saft aus den Wurzelstöcken ausströmen lassen.[2]

Gehen wir etwas näher auf die Erscheinungen des Saftausflusses aus Wurzelstöcken ein, so muss zunächst Erwähnung finden, dass die bezüglichen Verhältnisse zuerst von HALES[3]) eingehender studirt worden sind. Derselbe fand schon, dass der Saft — und hiermit berühren wir einen sehr wichtigen Punkt — mit einer erheblichen Kraft von der Wurzel emporgepresst wird, und im Stande ist, bedeutende Widerstände zu überwinden. Später hat HOFMEISTER[4]) z. B. gefunden, indem er auf die Wurzelstöcke verschiedener Pflanzen Manometer aufsetzte, dass

---

[1]) Der Saftausfluss aus Wurzelstöcken macht sich auch bei monocotylen Pflanzen (z. B. *Zea Mays*) und nach PITRA (vergl. PRINGSHEIM's Jahrbücher, B. 11, pag. 437) ebenso bei Coniferen geltend.

[2]) Nicht zu verwechseln mit der Erscheinung des Saftausflusses aus Wurzelstöcken ist das sogen. Bluten abgeschnittener wasserreicher Stämme im Winter. Dies Phänomen verdankt ganz anderen Ursachen seine Entstehung als das hier in Rede stehende, und wir kommen darauf weiter unten noch zurück.

[3]) Vergl. HALES, veget. Staticks, 1727. Ueber die ältere Literatur vergl. man ferner meine Zusammenstellungen in den Mittheilungen aus dem botan. Institut d. Universität Leipzig, B. 1, pag. 41[illegible].

[4]) Vergl. HOFMEISTER, Berichte d. sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1858, H. 2 u. 3., ferner Flora 18[illegible], pag. 101.

der ausströmende Saft Quecksilbersäulen von nachstehend angegebener Höhe das Gleichgewicht hielt:

Atriplex hortensis . . .	65	Millim.
Chrysanthemum coronarium	14	„
Digitalis media	461	„
Papaver somniferum . .	212	„
Morus alba	12	„

NEUBAUER[1]) fand sogar, dass der aus einer Rebe ausströmende Saft die Fähigkeit besass, einer Quecksilbersäule von 112 Centim. das Gleichgewicht zu halten. Daraus ersieht man, dass der aus den Pflanzen unter Vermittelung des Wurzeldrucks ausgepresste Saft in der That sehr bedeutende Widerstände zu überwinden im Stande ist.[2])

Die Saftmengen, welche Pflanzen liefern, wenn man sie im Frühjahr anbohrt, sind oft sehr bedeutende. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. Birken als Untersuchungsobjecte benutzt. Es gelingt dann oft leicht, in wenigen Minuten beträchtliche Flüssigkeitsquantitäten zu sammeln. CANSTEIN[3]) fand ebenso, dass ein Weinstock (Kleinberger) mit vier Reben im Laufe von mehreren Wochen über 20 Liter Saft lieferte. Der Saft, welcher aus Pflanzen austritt, enthält Mineralstoffe, sowie organische Körper in Lösung; unter den letzteren treten Proteïnstoffe (Albumin), Pflanzensäuren und häufig (Birkensaft etc.) ganz erhebliche Zuckermengen auf.

b) Die Ursachen des Wurzeldrucks. — Für die sachgemässe Beurtheilung der Ursachen des Wurzeldrucks ist es wichtig, sich an die Resultate unserer Erörterungen über den Turgor der Zellen und über die Filtrationsverhältnisse zu erinnern. Der Saftausfluss aus Wurzelstöcken kommt offenbar dadurch zu Stande, dass die Wurzelzellen auf osmotischem Wege Wasser von aussen aufsaugen. Sie turgesciren allmählich, und der im Innern der Zellen zur Geltung kommende Druck wird schliesslich so bedeutend, dass er im Stande ist, die Filtrationswiderstände der gespannten Zellschichten (Hautschicht des Plasma sowie Cellulosemembran) zu überwinden. Der Saft wird in die Gefässe des Holzes hineingepresst, und dies geschieht mit solcher Kraft, dass der aus vorhandenen Wunden der Gewächse ausfliessende Saft selbst noch im Stande ist, bedeutende Widerstände zu überwinden. Das günstigste Verhältniss für den Saftauftrieb in der Pflanze muss offenbar dann vorhanden sein, wenn die gespannten Zellschichten nach dem Innern der Pflanze zu, dem in den Zellen herrschenden und sich nach den Gesetzen der Hydrostatik in der vorhandenen Flüssigkeit gleichmässig vertheilenden Druck einen relativ geringen Filtrationswiderstand entgegenstellen, während die äusseren gespannten Zellschichten einen bedeutenden Filtrationswiderstand leisten. Unter solchen Umständen würde der Saft vielleicht allein in die Gefässe, nicht aber gleichzeitig nach aussen befördert werden können. Es ist bekannt, dass die Membranen der aufnehmenden Wurzelzellen nach aussen hin cuticularisirt sind, und dies Verhältniss dürfte bei der Beurtheilung der hier in Rede stehenden Phänomene von einiger Wichtigkeit erscheinen, da die Cuticula doch wol den Filtrationswiderstand der Zellschichten erhöht. Uebrigens habe ich mich in

[1]) Vergl. NEUBAUER, Annal. d. Oenologie. B. 4. pag. 499.

[2]) Der Druck, den der ausströmende Saft auf das Quecksilber im Manometer ausübt, ist übrigens thatsächlich schon geringer als der Druck, den der Saft überhaupt zur Geltung bringen kann.

[3]) Vergl. CANSTEIN, Annal. d. Oenologie. B. 4. pag. 517.

meiner zweiten Abhandlung über den Wurzeldruck bemüht, nachzuweisen, dass selbst dann Saft aus den Wurzelzellen in das Innere der Gewächse hineingepresst werden könnte, wenn gleichzeitig ein Flüssigkeitsaustritt nach aussen erfolgte.[1])

c) Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Saftausfluss. — Wenn man auf Wurzelstöcke Glasröhren aufsetzt, so muss der ausströmende Saft natürlich in denselben emporsteigen. Man kann sich nun leicht davon überzeugen, dass verschiedene äussere Momente die Höhe, welche die Flüssigkeitssäulen in den Steigröhren in der Zeiteinheit erreichen, in ganz hervorragender Weise bestimmen. Wenn man von der gewiss begründeten Anschauung ausgeht, dass die gesammten Erscheinungen des Saftausflusses zuletzt auf das Stattfinden osmotischer Prozesse zurückgeführt werden müssen, so ist von vornherein klar, dass diejenigen Momente, welche diese Vorgänge beeinflussen, ebenso von Bedeutung für die hier in Rede stehenden physiologischen Prozesse sein müssen. In der That habe ich mich vielfältig davon überzeugt, dass aus Wurzelstöcken bei höherer Temperatur des Bodens weit mehr Flüssigkeit in der Zeiteinheit ausfliesst als bei niederer. Ebenso konnte ich oft constatiren, dass grösserer Wasserreichthum des Bodens den Saftausfluss beschleunigt, während derselbe in Folge grösserer Concentration der Bodenflüssigkeit verlangsamt wird.

d) Die selbständige tägliche Periodicität des Wurzeldrucks. — Es soll hier nicht von der Erscheinung die Rede sein, dass der Saftausfluss aus Wurzelstöcken oft zunächst ein schwacher ist, allmählich lebhafter wird, um schliesslich, nachdem er wieder unbedeutender geworden, gänzlich aufzuhören. Von diesem Phänomen wird erst später gesprochen werden. An dieser Stelle interessirt uns vielmehr die Thatsache, dass die Saftmengen, welche zu verschiedenen Tageszeiten aus Wurzelstöcken hervortreten, selbst dann nicht dieselben sind, wenn die Untersuchungsobjekte fortdauernd gleichen Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt bleiben. Wir haben es hier also mit einer Erscheinung zu thun, deren Zustandekommen sich nicht in direkter Weise von äusseren Momenten (Licht, Wärme, Feuchtigkeit) abhängig erweist, und die aus diesem Grunde eben als selbständige Periodicitätserscheinung bezeichnet werden kann. Die tägliche Periodicität des Wurzeldrucks, welche die Schwankungen im Saftausfluss herbeiführt, ist von HOFMEISTER entdeckt worden.[2]) Ich habe mich selbst mit eingehenden Untersuchungen über die Periodicität des Wurzeldrucks beschäftigt[3]), und es hat sich dabei ergeben, dass die Saftmengen, welche in der Zeiteinheit (z. B. in einer Stunde) aus Wurzelstöcken hervortreten, im Allgemeinen in den ersten Stunden des Nachmittags am grössten sind, dann allmählich während des Abends und der Nacht kleiner werden, bis am Morgen der Ausfluss am schwächsten geworden ist. Nun nimmt die in der Zeiteinheit ausfliessende Flüssigkeitsmenge bis zum Nachmittag wieder zu. Beachtenswerth ist, was ich ebenfalls feststellen konnte, dass manche junge Pflanzen (*Prostranthera nivea, Cucurbita Melopepo*) die Eigenthümlichkeit der Periodicität des Wurzeldrucks noch nicht zeigen; dieselbe entwickelt sich erst allmählich mit dem Alter dieser Gewächse[4]).

---

[1]) Vergl. DETMER, Theorie des Wurzeldrucks. Sammlung physiolog. Abhandlungen, herausgegeb. v. PREYER. B. 1. H. 8. pag. 25.

[2]) Vergl. HOFMEISTER, Flora. 1862.

[3]) Vergl. meine citirten Abhandlungen über den Wurzeldruck.

[4]) Neuerdings hat auch BARANETZKY (vergl. Abhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Halle, B. 13, H. 1) eingehende Untersuchungen über die Periodicität des Wurzeldrucks angestellt.

Die Ursachen, welche die Periodicität des Wurzeldrucks bedingen, können hier nicht spezieller beleuchtet werden, denn bezügliche Betrachtungen würden an dieser Stelle zu viel Raum erfordern. Ich habe in meinen citirten Abhandlungen versucht, den Nachweis zu liefern, dass das Phänomen der Periodicität des Wurzeldrucks im genauesten Zusammenhange mit den periodischen Schwankungen der Intensität des Wachsthums sowie der Gewebespannung steht, und aus diesem Grunde kann eine erfolgreiche Behandlung des Problems nach den Ursachen der Periodicität des Wurzeldrucks erst in der Physiologie des Wachsthumsprozesses geschehen.

§ 44. Die Wasserbewegung in den Stammgebilden. — a) Die Ursachen derselben. Die langsamen Wasserströmungen, welche in den Pflanzen durch Wachsthums-, Stoffwechsel- sowie Assimilationsprozesse angeregt werden, müssen natürlich in sämmtlichen Gewebeformen zur Geltung kommen. Wenn die Zellen der Vegetationspunkte der Stämme oder Wurzeln sich theilen und ein Flächenwachsthum zeigen, so muss das erforderliche Wasser diesen Zellen zugeführt werden, und in dem Maasse wie der Wasserverbrauch stattfindet, geschieht dies auch thatsächlich. Ebenso werden jene ausgiebigen Wasserströmungen in den Pflanzen, welche durch die Transpiration bedingt sind, in Folge eines Wasserverbrauchs eingeleitet, aber hier sind es, was uns an dieser Stelle speziell interessirt, ganz besondere Gewebemassen der Stammgebilde, welche den Blättern das Wasser zuführen.

Es ist nämlich mit Nachdruck zu betonen, dass die in den höheren Gewächsen, deren oberirdische Organe unmittelbar mit der Atmosphäre in Wechselwirkung stehen, zur Geltung kommende Wasserströmung wesentlich im Holz erfolgt. Dies geht unzweideutig schon daraus hervor, dass diese Wasserströmung nicht ausgeschlossen werden kann, wenn man die anderweitigen Gewebe eines Stammes an irgend einer Stelle zerstört und nur das Holz bestehen lässt. Ebenso ist diese Thatsache als ein Argument für die angeführte Auffassung anzusehen, dass es in submersen Pflanzen gar nicht oder nur in beschränktem Maasse zu einer Verholzung der Xylemelemente kommt.

Suchen wir die Ursachen der Wasserbewegung im Holz festzustellen, so leuchtet von vornherein ein, dass osmotische Prozesse nicht als solche angesehen werden können. Die Hohlräume im Holze sind ja gerade zur Zeit lebhaftester Transpiration und Wasserströmung nicht mit Flüssigkeit, sondern mit Luft angefüllt, und das Zustandekommen osmotischer Vorgänge in denselben ist somit ausgeschlossen.

Durch die Thätigkeit des Wurzeldrucks kann allerdings zu Zeiten schwächerer Transpiration eine bedeutende Flüssigkeitsmenge in den Holzkörper hineingepresst werden, aber die Erfahrung lehrt unmittelbar, dass zu Zeiten lebhafter Wasserverdunstung, aus Bohrlöchern, die man z. B. an dem Stamm der Birke oder anderer Bäume anbringt, kein Wasser ausfliesst. Wenn die Gewächse schwach transpiriren, so müssen sich die Hohlräume im Holz in Folge der bereits oben berührten Thätigkeit der Wurzelzellen mehr und mehr mit Flüssigkeit anfüllen, ja ich will hier gleich bemerken, dass auch die Thätigkeit der lebenskräftigen Parenchymzellen der Stammgebilde selbst diese Wasseransammlung in den Holzgefässen etc. begünstigen kann. So fand SACHS[1]), dass abgeschnittene Internodien von Gräsern, die mit ihrem unteren Ende in Wasser eingetaucht waren, aus den

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 660.

Gefässen der oberen Schnittfläche Wasser austreten liessen. Diese Erscheinung ist auf ganz ähnliche Ursachen zurückzuführen, wie solche ebenfalls in den Wurzeln thätig sind, und PITRA[1]) hat gezeigt, dass den lebhaft turgescirenden Parenchymzellen der verschiedensten Pflanzentheile ganz allgemein die Fähigkeit zukommt, Wasser unter Druck auszupressen. Die hier erwähnten Prozesse des Wurzeldrucks etc. können bei manchen Gewächsen dahin führen, dass sich der gesammte Pflanzenkörper strotzend mit Wasser anfüllt; ja es kommt nicht selten vor, dass das Wasser sogar nach aussen hervorgepresst wird. Auf diesem Wege kommt die Tropfenausscheidung aus manchen Blättern *(Zea, Aroideen, Calliandra)*[2]) zu Stande.

Es ist a priori denkbar, dass der Wurzeldruck, wenn die Transpiration der Gewächse sehr stark ist, überhaupt gar nicht zur Geltung kommt, aber man darf keineswegs, wenn es nicht gelingt, aus Bohrlöchern Saft zu gewinnen, die man an Stämmen oberhalb des Bodens angebracht hat, den Schluss ziehen, dass unter diesen Umständen überhaupt gar kein Wurzeldruck in dem Organismus vorhanden sei. Denn man kann sich sehr wohl vorstellen, dass derselbe nur in beschränktem Maasse zur Geltung kommt und höchstens hinreicht, kleine Flüssigkeitsmengen in die untersten Regionen der Gefässe des Holzkörpers der Wurzeln zu pressen. Diese geringfügigen Druckkräfte besitzen aber dennoch eine Bedeutung für die Wasserbewegung im Holz, denn SACHS[3]) hat festgestellt, dass das Wasser durch mit Flüssigkeit imbibirtes Holz selbst unter Vermittelung der denkbar kleinsten Druckkraft filtrirt werden kann. Uebrigens kommen Druckkräfte auch noch auf anderem Wege in den Pflanzen zu Stande.

Man denke sich die Hohlräume im Holz eines Stammes oder Astes zunächst völlig mit Wasser angefüllt. Es werde dem Stamme oder Aste jetzt durch Transpirationsvorgänge Wasser entzogen, so kann bei der eigenthümlichen Vertheilung der Aeste am Stamm, resp. der Zweige am Ast dies eintreten, dass die Wassersäulen im Stamm oder Ast in ihrer Continuität unterbrochen werden. Wir haben jetzt Systeme von Wassersäulen in den Pflanzentheilen vor uns, welche an den verschiedensten Punkten von Luftblasen (aus verdünnter Luft bestehenden) unterbrochen werden.[4]) Wenn diese Luftblasen durch Temperaturverhältnisse eine Ausdehnung erfahren, so müssen sie die vor ihnen vorhandene Flüssigkeit in Bewegung setzen, und dies Moment bedingt z. B. die Erscheinung, dass aus abgehauenen, wasserreichen Stämmen oder Aesten, die eine künstliche Erwärmung erfahren, oder die in der Natur unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen erwärmt werden, Saft ausfliesst (Prozess des sogen. Blutens). Die wahre Bedeutung der Entstehung mit verdünnter Luft erfüllter Hohlräume im Holz durch die Transpiration, ist aber erst kürzlich von SACHS klar erkannt worden. Derselbe äussert sich auf pag. 321 des zweiten Bandes der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg darüber wie folgt: »Und diese Einrichtung (dass sich eben die Holzelemente bei lebhafter Transpiration der Gewächse mit verdünnter Luft anfüllen) ist von grossem Nutzen, denn eben dadurch allein ist es möglich, dass, wenn die Verdunstung aufhört oder sich vermindert (Nachts und im Winter), nunmehr wieder

---

[1]) Vergl. PITRA, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 11, pag. 437.

[2]) Man vergl. ERNST, Bot. Zeitung. 1876. pag. 35.

[3]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 296.

[4]) Ich will hier noch erwähnen, dass von Luftblasen unterbrochene Wassersäulen, deren Wasser capillar festgehalten wird, im Holzkörper entstehen können, wenn im Innern der Gewächse in Folge von Temperaturschwankungen Thaubildung eintritt.

neues Wasser in die Zellenräume hineingepresst werden kann, um als Vorrath für die Zeit stärkeren Verbrauchs zu dienen.«

Der wichtigste Punkt des gesammten Problems über die Wasserbewegung im Holz ist nun aber die Frage nach den Ursachen, welche die Wasserleitung in stark transpirirenden Gewächsen vermitteln. Man hat, wie wir in einem der nächsten Paragraphen genauer zeigen werden, feststellen können, dass die Flüssigkeitsmengen, welche selbst unter sehr günstigen Verhältnissen durch den Wurzeldruck in die Pflanzen hineingepresst werden, keineswegs ausreichen, die Wasserverluste zu decken, welche die beblätterten Pflanzen im Sommer in Folge der Transpiration erfahren. Es müssen also, um das Abwelken der Pflanzen zu verhüten, noch besondere Kräfte in Thätigkeit gesetzt werden, und zwar sind es die Imbibitionskräfte, welche unsere Aufmerksamkeit hier lebhaft fesseln.

Bei dem Zustandekommen der Imbibitionsprozesse bewegt sich das Wasser nicht etwa in präformirten Capillaren. Vielmehr geht ja schon aus unseren früheren Andeutungen über das Wesen der Imbibition hervor, dass das Wasser die Tagmen der Membranen der Holzelemente erst von einander entfernen muss, und sich also in der Wandsubstanz der letzteren selbst bewegt. Dabei ist es von grosser Bedeutung, dass die imbibirten Wassertheilchen offenbar keinen Druck auf einander ausüben, woraus ersichtlich wird, dass es gleichgültig erscheint, ob die imbibirte Flüssigkeit sich im Holzkörper in einer Höhe von wenigen Fussen oder vielleicht in einer Höhe von 100 Metern vorfindet.[1])

Wenn die Parenchymzellen der Blätter einen gewissen Theil des von ihnen imbibirten Wassers in Dampfform an die Luft der Intercellularräume abgegeben haben, und der Prozess der Transpiration damit eingeleitet worden ist, so suchen jene Zellen den Blattnerven, um den Feuchtigkeitsverlust zu decken, eine gewisse Wassermenge zu entziehen. Durch den Transpirationsvorgang wird das Gleichgewicht in der Vertheilung des Imbibitionswassers immer wieder gestört, und es muss sich deshalb eine von den Blättern ausgehende, durch den Holzkörper des Stammes bis in die Wurzeln nach rückwärts fortschreitende Wasserbewegung, welche durch Imbibitionsprozesse vermittelt wird, geltend machen. Dabei ist von Belang, dass, wie SACHS in seiner mehrfach citirten Schrift (pag. 314) hervorhebt, gerade das vom Holz imbibirte Wasser so leicht verschiebbar ist, und wir brauchen gar kein Bedenken zu tragen, zu behaupten, dass das Wasser unter Vermittelung der Imbibitionsprozesse bis in die Kronen der höchsten Bäume geleitet werden kann.[2])

b) Die Geschwindigkeit der Wasserleitung in den Pflanzen. Die Frage nach der Geschwindigkeit der Wasserleitung in den Gewächsen ist bereits von HALES vor langer Zeit in's Auge gefasst worden. Neuerdings haben MAC NAB, PFITZER[3]), sowie SACHS[4]) die bezüglichen Verhältnisse auf's Neue unter Benutzung verschiedener Methoden eingehender verfolgt, und ich möchte hier nur auf einige Resultate hinweisen, welche der zuletzt genannte Forscher erzielte. Es ist wichtig, dass die Untersuchungsobjecte im Zustande möglichst lebhafter

---

1) Vergl. SACHS, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 306.

2) Man hat früher, zumal auf Grund der Untersuchungen JAMINS (Compt. rend. 1860, T. 50, pag. 172) geglaubt, der Capillarität eine grosse Bedeutung für den Prozess des Saftsteigens im Holz beimessen zu dürfen. Diese Ansicht muss man natürlich heute fallen lassen.

3) Vergl. PFITZER, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 11. pag. 183.

4) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 148.

Transpiration zur Verwendung gelangten. Den unversehrten Wurzeln der Pflanzen wurde Lithiumsalpeter dargeboten und nach Verlauf einiger Zeit spectroskopisch geprüft, bis zu welcher Höhe sich das Lithium in den Gewächsen erhoben hatte. Einige Beobachtungen lieferten die folgenden Ergebnisse:

Wurzeln in Nährstofflösungen.	Steighöhe pro Stunde.
Salix fragilis	85 Centim.
Zea Mays	36 „
Wurzeln in Erde.	
Nicotiana Tabacum	118 „
Musa sapientum	99,7 „
Cucurbita Pepo	63 „
Helianthus annuus	63 „
Podocarpus macrophylla . . .	18,7 „

§ 45. Die Transpiration der Gewächse. — a) Die Organisation der Pflanzen und die Transpiration. Es ist allerdings unzweifelhaft, dass die Blätter als die eigentlichen Transpirationsorgane der Pflanzen aufzufassen sind; dennoch darf nicht übersehen werden, dass ebenso anderweitige Theile der Gewächse, die mit der Luft in Berührung stehen, Wassergas an dieselbe abgeben können. Ich habe hier natürlich vor allen Dingen die Stammgebilde im Auge, muss aber bemerken, dass die Transpirationsgrösse derselben in der Regel eine nur sehr unbedeutende ist. Die Stammgebilde haben unter anderem die Aufgabe zu erfüllen, die Wasserleitung zwischen den wasseraufsaugenden Organen (Wurzeln) und den Transpirationsorganen (Blättern) zu vermitteln, und sie sind daher in Folge ihrer gesammten Organisationsverhältnisse vor bedeutenderen Wasserverlusten geschützt. Dies tritt schon insofern bei den grünen Stengeln krautiger Pflanzen hervor, als dieselben im Vergleich zu ihrem Volumen eine relativ geringe Oberfläche besitzen. Wenn mit fortschreitendem Alter der Stengeltheile die Peridermbildung erfolgt, so wird durch das Entstehen des Korkgewebes die Transpiration der Organe noch mehr deprimirt, denn die unveränderten Korkzellen sind impermeabel für Wassergas. Sehr bequem lässt sich die Impermeabilität des Korkgewebes für Wasser demonstriren, wenn man die Feuchtigkeitsmengen ermittelt, welche in gleicher Zeit und unter gleichen äusseren Umständen aus geschälten und gleich grossen ungeschälten Kartoffeln entweichen. Die ersteren verlieren, wovon ich mich überzeugte, beträchtliche, die letzteren aber nur sehr geringe Wasserquantitäten, und diese kleinen Feuchtigkeitsmengen verlassen die unversehrten Knollen in Folge des Vorhandenseins von Lenticellen und Rissen im Korkgewebe.[1]) Wenn die Stämme der Holzpflanzen Borkenbildungen zeigen, so sind diese natürlich ebenfalls als Schutzeinrichtungen vor irgend wie erheblicheren Wasserverlusten anzusehen. Interessant ist, dass manche Pflanzen, die an sehr trockenen Standorten vegetiren (z. B. Cacteen) keine gewöhnlichen Laubblätter, sondern ganz reducirte Blattgebilde, und massig entwickelte Stammtheile besitzen. Diese Stämme zeigen eine relativ geringe Oberfläche; ihre Epidermiszellen sind ausserordentlich stark cuticularisirt, so dass die Transpiration der Gewächse auf ein Minimum beschränkt bleibt, und die inneren Gewebemassen der Pflanzen selbst dann, wenn dieselben auf einem Boden vegetiren, dem lange Zeit hindurch keine Feuchtigkeit zugeführt wird, sehr wasserreich bleiben.

---

[1]) Auch die von Periderm überzogenen Stammtheile können unter Vermittlung von Lenticellen und Rindenrissen geringe Wassermengen verlieren.

Wenn ich mich nunmehr zur Betrachtung des Verhaltens der eigentlichen Transpirationsorgane, der Blätter nämlich, bei der Wasserverdunstung wende, so dürfte namentlich das Folgende zu bemerken sein.

1. Es ist bekannt, dass reines Wasser schneller verdunstet als das Wasser einer Salzlösung. Die Pflanzenzellen sind nicht von reinem Wasser imbibirt, sondern sie halten Lösungen sehr verschiedenartiger Körper fest, und es ist somit zu schliessen, dass die Natur der gelösten Substanzen sowie die Concentrationsverhältnisse des Zellsaftes nicht ganz ohne Einfluss auf den Verlauf des Transpirationsprozesses sein werden.

2. Das soeben erwähnte Moment führt bereits dahin, dass von einer gegebenen Blattfläche selbst unter den denkbar günstigsten Umständen weniger Wasser abdunstet, als von einer gleich grossen freien Wasserfläche. Aber auch andere Umstände müssen in demselben Sinne wirken. Es ist nämlich sicher, dass Wassermoleküle, welche durch Imbibitionskräfte festgehalten werden, unter dem Einflusse gleicher äusserer Umstände nicht so leicht in die Luft übergehen wie Wassertheilchen, auf welche lediglich von Seiten anderer Flüssigkeitsmoleküle Anziehungskräfte ausgeübt werden, denn jene Imbibitionskräfte machen eine viel energischere Wirkung als diese letzteren Kräfte geltend. Ueberdies tritt das Wassergas bei der Transpiration der Blätter ja vorwiegend nur aus den Spaltöffnungen hervor, während ein bedeutender Theil der Blattoberfläche, der von den cuticularisirten Epidermiszellen gebildet wird, höchstens geringe Feuchtigkeitsmengen an die Luft abgiebt. Zwar ist es ja gewiss, dass das Wassergas, das aus den Spaltöffnungen hervortritt, in den Intercellularräumen des Blattgewebes gebildet wird, aber trotzdem kann die Transpiration der Blätter nicht übermässig gesteigert werden und nicht so bedeutend wie die Wasserabgabe einer entsprechenden freien Wasserfläche ausfallen.[1][2]

3. Ein und dasselbe Blatt verdunstet, bezogen auf die Flächeneinheit desselben, während der einzelnen Entwicklungsstadien, die es durchmacht, durchaus nicht immer die nämlichen Wasserquantitäten. Die genauesten Angaben über dies Verhältniss liegen wol von Höhnel[3]) vor. Die Versuche mit den Blättern von *Beta*, *Brassica*, *Cucurbita* etc. zeigten, dass die jüngsten Blätter ein Transpirationsmaximum repräsentiren, dass während der Entwicklung der Blätter die Transpirationsgrösse anfangs fällt, um dann wieder zu steigen. Weiter macht sich ein zweites Transpirationsmaximum geltend, von wo aus wieder ein langsames Fallen beginnt. Die Beobachtungen an den verschiedenalterigen Blättern von *Beta vulgaris* lieferten z. B. folgende Ergebnisse:

No. der Blätter.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
Transpir. pro Stunde u. 100 □ Cent. in Mgrm.	123,6	77,2	74,7	52,8	81,2	94,7	77,0	62,7	64,2	64,0

[1]) Ich glaube bestimmt, dass die hier geltend gemachten Anschauungen der Hauptsache nach richtige sind, trotzdem exacte experimentelle Untersuchungen über die berührten Verhältnisse noch nicht vorliegen. Derartige Untersuchungen sind übrigens nicht so leicht anzustellen, als man auf den ersten Blick glauben möchte.

[2]) Getödtete Blätter verdunsten nachgewiesenermaassen grössere Wassermengen als lebende. Der Turgor der Blattzellen geht in Folge der Vernichtung ihrer Lebensfähigkeit verloren; ein erheblicher Theil des Zellsaftes tritt an die Blattoberfläche hervor, und dies führt eine rasche Wasserverdunstung herbei.

[3]) Vergl. Höhnel, Wollny's Forschungen auf d. Gebiet d. Agriculturphysik. Bd. 1. pag. 315.

Es ist gewiss, dass der Wassergehalt der Blätter, der im Verlaufe der Entwicklung derselben, wie bereits an anderer Stelle angeführt worden, Schwankungen erleidet, nicht ohne Einfluss auf den Verlauf der Transpiration sein wird. Aber es ist zu bemerken, dass dieser Factor bei der Beurtheilung der hier in Rede stehenden Verhältnisse nicht sehr ins Gewicht fällt, denn Transpirationsgrösse und Wassergehalt der Blätter laufen durchaus nicht immer parallel. Die zunächst sich geltend machende Verminderung der Transpirationsgrösse wird wesentlich durch die fortschreitend bedeutender werdende Verdickung der Cuticula bedingt. Wenn weiterhin die Spaltöffnungen ihre vollkommene Ausbildung erfahren und sich sämmtlich öffnen, so muss die stomatäre Transpiration lebhafter werden, und damit ist die Ursache für das Zustandekommen einer erneuten energischen Wasserverdunstung von der Blattoberfläche, wie sie ja thatsächlich zur Geltung kommt, gegeben. Schliesslich wird die Transpirationsgrösse allerdings wieder geringer.

4. Die Transpirationsgrösse gleichalteriger Blätter verschiedener Pflanzenspecies (bezogen auf gleiche Oberflächen, gleiche Gewichte oder Volumina der Organe) ist keineswegs dieselbe. Man wird unmittelbar zu einer solchen Ansicht hingeführt, wenn man bedenkt, dass die spezifischen Organisationsverhältnisse der Blätter von erheblichem Einfluss auf die Wasserverdunstung derselben sind. Es kommt hierbei in Betracht, dass verschiedene Blätter nicht dieselbe Zahl von Spaltöffnungen besitzen, dass die Weite sowie die Gestalt der Intercellularräume sehr mannigfaltig sein können, dass die Cuticula verschiedener Blätter nicht dieselbe Beschaffenheit aufweist und in Folge dessen bald mehr, bald minder permeabel für Wasser ist[1]) etc. Im Allgemeinen ist zu bemerken, dass die Laubblätter schnell wachsender Pflanzen von zarter, krautiger Natur am lebhaftesten transpiriren. Eine relativ schwache Wasserverdunstung unterhalten hingegen die lederartigen immergrünen Blätter sowie die sehr stark behaarten Blätter.

5. In der Mehrzahl der Fälle ist die Unterseite der Blätter reicher an Spaltöffnungen als die Oberseite. Dem entsprechend verdunsten von der Blattunterseite in der Zeiteinheit grössere Wasserquantitäten als von der Oberseite. Ein derartiges Verhältniss ist bereits von GARREAU[2]) und auch neuerdings unter Benutzung verbesserter Methoden von HÖHNEL (vergl. dessen soeben citirte Abhandlung) constatirt worden. Eine genaue Proportionalität zwischen der Anzahl der vorhandenen Spaltöffnungen und der Transpirationsgrösse ist aber dennoch schon von vornherein nicht zu erwarten.

6. Man hat sich häufig bemüht, die Wassermengen festzustellen, welche die Gesammtmenge der Pflanzen, die eine bestimmte Bodenfläche einnehmen, im Verlaufe ihrer Vegetation an die Atmosphäre abgeben. Es liegt in der Natur der Sache, dass solche Untersuchungen mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden sind, und dass die Resultate derselben selbst im besten Falle der Wahrheit höchstens einigermaassen nahe kommen können. Erwähnenswerth erscheinen mir dennoch die Angaben HABERLANDT's.[3]) Derselbe gelangte durch seine ausführlichen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass, wenn ein Hektar Bodenfläche in runder Zahl von einer Million Individuen der Getreidearten bedeckt ist, durch

[1]) Man vergl. KOHL, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1875. Octoberheft.

[2]) Vergl. GARREAU, Annal. d. sc. nat. 1850.

[3]) Vergl. HABERLANDT: Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 5. pag. 85 und wissenschaftl. prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete d. Pflanzenbaus, Bd. 2. pag. 146.

Transpiration derselben im Mittel die folgenden Wassermengen in die Atmosphäre übergehen.

Sommerroggen	pro Hektar	im	Ganzen	834890	Kilogrm.
Sommerweizen	„	„	„	1179920	„
Gerste	„	„	„	1236710	„
Hafer	„	„	„	1277760	„

Die verdunsteten Wassermengen entsprechen Wassersäulen, welche den Boden 83,5, 118,0, 123,7 und 127,8 Millim. hoch bedecken würden. Zieht man nun in Erwägung, dass der Getreidebau selbst noch in solchen Gegenden möglich ist, wo der gesammte jährliche Niederschlag nur 370—400 Millim. beträgt, und bedenkt man ferner, dass von dieser Wassermenge höchstens $\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{5}$, sonach 123—133 oder 148—160 Millim., den Getreidepflanzen zu Gute kommen können, so wird man in der Ansicht bestärkt, dass die Resultate der Untersuchungen Haberlandt's die Transpirationsgrösse der genannten Pflanzen relativ genau zum Ausdruck bringen. Diese Ergebnisse sind auch in sofern beachtenswerth, als sie lehren, dass wir nicht nöthig haben, das Condensationsvermögen des Bodens für Wassergas in Anspruch zu nehmen, um zu einer befriedigenden Vorstellung über die Wasserbilanz des Bodens zu gelangen.

b) Die Einwirkung äusserer Verhältnisse auf die Transpiration. — 1. Denken wir uns, eine Pflanze wurzele in einem sehr wasserreichen Boden, dem aber fortan keine Feuchtigkeit mehr zugeführt werde. Die Transpiration der Pflanze kann zunächst unter günstigen Umständen sehr bedeutend ausfallen; sie muss aber allmählich schwächer und schwächer werden, und es kann das Untersuchungsobject sogar schliesslich unter den bezeichneten Umständen welken. Führt man dem Boden neue Wassermengen zu, so muss die Transpirationsgrösse der Pflanze wieder steigen. Nach dem Gesagten ist von selbst einleuchtend, dass die Verdunstungsgrösse der Gewächse sich abhängig erweist von dem Wassergehalt des Bodens sowie von all jenen Momenten, die von Einfluss auf die Wasseraufnahme seitens der Pflanzenwurzeln sind. (Bodentemperatur, Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, Concentration der Bodenflüssigkeit etc.).

2. Bei gleich bleibender Lufttemperatur wird die Transpiration um so ausgiebiger sein müssen, je geringer der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist. Uebrigens kann eine Pflanze selbst in einer völlig mit Wassergas gesättigten Atmosphäre geringe Wassergasmengen ausgeben. Es ist nämlich bekannt, dass in den Gewächsen in Folge verschiedenartiger Prozesse, zumal in Folge von Stoffwechselvorgängen, Wärme producirt wird. Diese Eigenwärme der Pflanzen lässt sich an denselben, wenn sie stark transpiriren, nur in seltenen Fällen direkt constatiren, da mit dem Vorgange der Wasserverdunstung selbst, ein Verbrauch von Wärme verbunden ist. Bei möglichst behinderter Transpiration kann aber die Eigenwärme dazu verwandt werden, die Temperatur des Pflanzenkörpers über diejenige der Umgebung zu erhöhen. Wenn nun die Pflanze eine höhere Temperatur als die umgebende, mit Wassergas gesättigte Luft besitzt, so zeigt das Wassergas in den Intercellularräumen eine höhere Spannung als das Wassergas in der umgebenden Luft. Dasselbe wird deshalb aus den Spaltöffnungen entweichen und ausserhalb des Organismus natürlich sofort eine Condensation zu tropfbar-flüssigem Wasser erfahren.

3. Bei constant bleibendem relativem Feuchtigkeitsgehalt der Luft steigt und fällt die Transpirationsgrösse mit der Temperatur.

4. Die Bewegung der Luft kann schon insofern eine Steigerung der Wasserverdunstung herbeiführen, als in Folge jener Bewegung die Luftschicht über den Transpirationsorganen fortdauernd erneuert wird.

5. Wenn die Luftbewegung lebhaft ist und die Pflanzen in Folge dessen Erschütterungen erfahren, so bedingen diese, wovon ich mich überzeugte, eine Steigerung der Transpirationsgrösse.

6. Dass die Transpiration unter dem Einflusse des Lichtes lebhafter verläuft als im Finstern, betrachte ich unter Berücksichtigung der Resultate, zu denen BARANETZKY[1]), ich[2]) sowie WIESNER[3]) bei bezüglichen Untersuchungen gelangt sind, als eine sicher constatirte Thatsache. Als Ursachen, welche die Wasserverdunstung im Licht erhöhen, sind gewiss verschiedene anzusehen. Einerseits führt das Licht eine Erweiterung der Spaltöffnungen herbei, wie bereits früher angegeben worden ist; weiter aber darf wol mit WIESNER angenommen werden, dass die Lichtstrahlen in der Pflanze unter Vermittelung des Chlorophylls in Wärme umgesetzt werden, und in Folge dessen die Transpirationsgrösse steigern. WIESNER fand nämlich, dass nicht die Lichtstrahlen von grösster subjectiver Helligkeit den Verdunstungsprozess am meisten begünstigen, sondern dass eine derartige Wirkung insbesondere von denjenigen Lichtstrahlen zur Geltung gebracht wird, welche zugleich am energischsten von dem Chlorophyllfarbstoff absorbirt werden, also gewisses strahlendes Roth und Blau.

7. Ob in den Pflanzen selbst Ursachen existiren, welche eine tägliche Periodicität der Transpiration bedingen, die sich unabhängig von der direkten Wirkung äusserer Umstände (Wärme- sowie Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und Beleuchtung) geltend macht, ist noch fraglich. Von UNGER[4]) wurde eine solche Periodicität behauptet; neuerdings ist ihre Existenz häufig geradezu geleugnet worden. Für mich ist das Problem noch keineswegs erledigt.

§ 46. **Das Zusammenwirken des Wurzeldrucks, der Wasserbewegung in den Stammgebilden und der Transpiration.** — Für die Beurtheilung des Prozesses der Wasserbewegung im vegetabilischen Organismus ist es schliesslich noch von Wichtigkeit, nicht zu vergessen, dass das Gesammtresultat jenes Vorganges sich wesentlich von der Energie, mit der die einzelnen betheiligten Prozesse verlaufen, abhängig erweisen muss, und dass das Stattfinden eines Vorganges einen erheblichen Einfluss auf den Verlauf eines anderen Vorganges ausüben kann.

Wenn die Transpiration der Gewächse zur Zeit des Erwachens der Vegetation im Frühling sehr gering ist, so wird das Wasser, welches unter Vermittelung des Wurzeldrucks in den Holzkörper des Stammes hineingepresst wird, nicht in dem Maasse, wie dasselbe in die Pflanze übergeht, verbraucht. Es muss sich deshalb ein erhebliches Flüssigkeitsquantum im Organismus ansammeln und bei Verletzung desselben ausfliessen. Ich fand in der That, dass aus Bohrlöchern, die ich im Frühjahr an Birken anbrachte, deren Blätter noch nicht entfaltet waren, *sofort* Saft ausfloss. Kurze Zeit darauf, nachdem die Blätter sich entfaltet hatten und eine lebhaftere Transpiration der Birken begonnen hatte, hörte der Saftausfluss

[1]) Vergl. BARANETZKY, Botan. Zeitung. 1872, pag. 97.

[2]) Vergl. DETMER, Theorie d. Wurzeldrucks im 8. Heft d. ersten Bandes von PREYER'S physiolog. Abhandlungen. pag. 47.

[3]) Vergl. WIESNER, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1876. Octoberheft.

[4]) Vergl. UNGER, Anat. u. Phys. d. Pflanzen. 1855, pag. 333.

über auf. Derselbe war während des Sommers niemals zu constatiren; die Untersuchungsobjecte sogen vielmehr jetzt, wenn das Glasrohr, welches in das Bohrloch eingeführt worden war, mit seiner freien Oeffnung unter Wasser getaucht wurde, dieses Wasser ein. In Folge der Transpiration war also der Saft aus den Hohlräumen des Holzkörpers der Bäume verschwunden. Die Luft in den Gefässen muss unter negativem Druck gestanden haben, und aus diesem Grunde wurde das Wasser durch den Luftdruck in den Pflanzenkörper hineingepresst. Ich habe auch beobachtet, was sich unter Berücksichtigung des Gesagten leicht erklärt, dass zur Zeit lebhafteren Wurzeldrucks in den Birken, lediglich in der Nacht und am Morgen Saft aus den Bohrlöchern austrat; am Tage, wenn die Wasserverdunstung der Pflanzen energischer wurde, hörte der Saftausfluss auf.

Dass der Wurzeldruck in den Gewächsen aber auch im Sommer zur Geltung kommen kann, unterliegt keinem Zweifel. Werden die oberirdischen Theile solcher Pflanzen, die vor irgend lebhafterer Transpiration geschützt waren, während der warmen Jahreszeit dicht über dem Boden abgeschnitten, so tritt sofort Flüssigkeit aus deren Wurzelstöcken hervor. Der Saftausfluss ist zunächst am lebhaftesten und nimmt allmählich ab. Wenn die Pflanzen vor der Verletzung stark transpirirt hatten, so liefert der Wurzelstock zunächst keinen Saft; er saugt sogar Wasser, mit dem die Wundfläche in Contact geräth, ein. Erst allmählich macht sich ein Saftausfluss geltend.

Es ist gewiss, dass in stark transpirirenden Pflanzen keine einzige Zelle, selbst keine Wurzelzelle, das höchste Maass des Turgors zeigt[1]), und dass unter solchen Verhältnissen der Wurzeldruck gar nicht zu Stande kommt. Dann wird die Wasserbewegung in den Gewächsen allein unter Vermittelung der durch die Wasserverdunstung eingeleiteten Imbibitionsprozesse erfolgen müssen. Uebrigens ist hier zu bemerken, dass die Saftmengen, welche in Folge des Wurzeldrucks in den Holzkörper der Pflanze hineingepresst werden, wol niemals, selbst dann nicht, wenn die denkbar günstigsten Bedingungen für das Zustandekommen des letzteren herrschen, hinreichen, um die gesammten Transpirationsverluste zu decken.[2]) Man hat nämlich gefunden, dass aus den Wurzelstöcken von Pflanzen weit weniger Saft ausfliesst, als die abgeschnittenen beblätterten Stengel derselben Pflanzen, aufzusaugen vermögen[3]). So z. B. betrug die Saugung des Gipfels einer Tabakpflanze in 5 Tagen 200 Cc., während der Wurzelstock in derselben Zeit nur 15,7 Cc. Flüssigkeit ausschied.

Wenn die Transpiration während längerer Zeit mit grosser Energie stattfindet, und den Pflanzen überdies nur relativ kleine Wassermengen im Boden zur Disposition stehen, so genügt das von den Wurzeln aufgenommene Wasserquantum häufig nicht, um den Blättern hinreichende Feuchtigkeitsmengen zuzuführen. Die Gewächse müssen unter diesen Umständen welken, und diese Er-

---

[1]) Es liegt auf der Hand, dass die Pflanzen, wenn ihre Zellen auch nicht das höchste Maass des Turgors zeigen, doch noch nicht welk zu sein brauchen. Der welke Zustand tritt erst ein, wenn der Turgor beträchtlich sinkt.

[2]) Für das richtige Verständniss dieses Satzes ist es erforderlich, nicht aus dem Auge zu lassen, dass ich hier unter »gesammten Transpirationsverluste« die Wassermenge verstehe, welche eine Pflanze überhaupt während der Dauer einer Vegetationsperiode an die Luft abgiebt.

[3]) Vergl. SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl., pag. 661 und H. DE VRIES, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 287.

scheinung beobachtet man ja häufig genug, bei der Betrachtung der Vegetation am Abend nach heissen Sommertagen.[1]) Der Turgor der Zellen der Blätter ist erheblich deprimirt, und diese Organe hängen mehr oder minder schlaff herab, aber sie nehmen bei erneuter lebhafterer Wasserzufuhr oder verminderter Transpiration ihr normales Aussehen wieder an.

Im Zusammenhange mit den hier berührten Verhältnissen muss noch auf das sehr merkwürdige Verhalten abgeschnittener Pflanzentheile hingewiesen werden.[2]) Schneidet man Sprosse in der Luft ab und stellt sie mit der Schnittfläche in Wasser, so tritt das Welken derselben alsbald ein, im Allgemeinen um so früher, je länger sich die Schnittfläche mit der Luft in Contact befand. Dieses schnelle Welken kann man verhindern, wenn man den Spross nicht in der Luft, sondern unter Wasser von der Mutterpflanze abtrennt und dafür sorgt, dass die Schnittfläche gar nicht mit Luft in Berührung geräth. SACHS sowie H. DE VRIES sind der Ansicht, dass das schnelle Welken der in Luft abgeschnittenen und dann in Wasser gestellten Sprosse eine Folge der schnell veränderten Leitungsfähigkeit des Pflanzengewebes für Wasser sei, welche ihrerseits durch Wasserverlust der sich direkt mit der Luft in Contact befindenden Zellen an der Schnittfläche bedingt werde und in einer nicht näher bekannten Veränderung des Zustandes dieser Zellen bestehe. Von solchen Gesichtspunkten aus suchen die genannten Forscher auch die folgenden Phänomene zu erklären.

Wenn man in welke Sprossen Wasser unter Druck hineinpresst, so werden dieselben wieder turgescent. Dasselbe ist der Fall, wenn man von solchen Sprossen, die in der Luft abgeschnitten worden sind, dann einige Zeit im Wasser gestanden haben und welk geworden sind, ein hinreichend langes Stück über der ersten Schnittfläche unter Wasser abschneidet. Es verliert eben nur das Gewebe des unteren Theiles eines in der Luft abgeschnittenen Sprosses die normale Wasserleitungsfähigkeit, und daher genügt die Entfernung dieser Partie des Pflanzentheiles, um denselben auf's Neue turgesciren zu sehen.[3])

---

[1]) Uebrigens können die Pflanzen auch welken, wenn ihre Wurzeln sich mit einem wasserreichen Boden in Berührung befinden. Wenn nämlich die Temperatur eines solchen Bodens keine hohe ist, so wird keine hinreichende Wassermenge aufgesogen, um die Transpirationsverluste zu decken.

[2]) Vergl. SACHS, Lehrbuch, pag. 654 und H. DE VRIES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1, pag. 297.

[3]) Neuerdings hat sich auch HÖHNEL (vergl. HABERLANDT's wissensch.-prakt. Untersuchungen auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues, Bd. 2, pag. 120, sowie botan. Zeitung 1879, pag. 319) mit der Frage nach den Ursachen des Welkens abgeschnittener Sprosse beschäftigt. In den citirten Abhandlungen macht HÖHNEL auf verschiedene beachtenswerthe Momente aufmerksam, aber jene Anschauung, dass das Pflanzengewebe an sich in Contact mit der Luft Veränderungen erfahren kann, wodurch die Wasserleitungsfähigkeit desselben sehr vermindert wird, erachtet er für unhaltbar. Ueber das Wesen dieser Veränderung sind wir allerdings noch nicht unterrichtet; dass sie faktisch zur Geltung kommt und neben den von HÖHNEL hervorgehobenen Momenten sehr bedeutungsvolle Folgen hat, scheint mir aber unzweifelhaft und auch durch Angaben von SACHS (vergl. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag. 316) noch speciell bestätigt zu sein.

Achtes Kapitel.

Die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen.

§ 47. Allgemeines. — Es ist bereits an einer andern Stelle dieses Buches mit Nachdruck betont worden, dass der Vegetation, wenn sie sich normal entwickeln soll, bestimmte Mineralstoffe zur Disposition stehen müssen. Die Wurzeln der Gewächse sind nun in erster Linie als diejenigen Organe anzusehen, denen neben der Aufgabe, das Wasser aufzusaugen, ebenfalls diese Aufgabe zufällt, den Organismus mit hinreichenden Mineralstoffmengen zu versorgen, und es wird sich in diesem Capitel darum handeln, zu untersuchen, welche Prozesse sich bei dem Zustandekommen der beregten Function der Wurzeln geltend machen.

Es musste den Beobachtern auffallen, dass verschiedene Pflanzen, deren Wurzeln sich in ein und demselben Medium (Boden oder Wasser) entwickeln, die einzelnen Mineralstoffe trotzdem keineswegs in demjenigen Verhältnisse, in welchem sich dieselben in jenem Medium vorfanden, enthielten. So ermittelte z. B. SCHULZ-FLEETH[1]) die folgenden Kali-, Kalk- und Phosphorsäurequantitäten in 1000 Theilen Wasser und in je 100 Theilen Asche der folgenden in jenem Wasser erwachsenen Pflanzen:

	1000 Theile Wasser enthielten.	100 Theile der Asche von *Chara* enthielten.	100 Theile der Asche von *Hottonia* enthielten.
K_2O	0,0054	0,49	8,34
CaO	0,0533	54,73	21,29
P_2O_5	0,0006	0,31	2,88

Ueberblickt man diese Zahlen, so zeigt sich, dass das Verhältniss von Kali zum Kalk im Wasser etwa = 1 : 10, in der Asche von *Chara* etwa = 1 : 108 und in der Asche von *Hottonia* etwa = 1 : 2,5 ist. Solche Erfahrungen haben die älteren Physiologen wol auf die Vermuthung gebracht, dass jede Pflanze den verschiedenen Mineralstoffen gegenüber ein Wahlvermögen zeige und unter Vermittelung vitaler Kräfte diese oder jene Stoffe in besonders erheblichen Mengen aufsaugen. Eine derartige Anschauung entspricht dem heutigen Standpunkte unserer Wissenschaft durchaus nicht. Die moderne Physiologie sucht vielmehr alle Lebenserscheinungen von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten aus zu erklären, und gelingt dies nicht, so sieht man sich dennoch keineswegs veranlasst auf das Princip der Lebenskraft zurückzugreifen, sondern man bleibt sich des Umstandes wol bewusst, dass unsere heutigen Untersuchungsmethoden nicht entfernt ausreichen, um den wahren Ursachen der physiologischen Prozesse im vegetabilischen Organismus auf den Grund zu kommen.

Die Fragen nach derjenigen Ursache, welche bei der Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen wirksam sind, können heute noch keineswegs in durchaus befriedigender Weise beantwortet werden, aber es ist allerdings bereits möglich, auf verschiedene wichtige Gesichtspunkte, welche bei der Lösung der bezüglichen Probleme nicht aus dem Auge gelassen werden dürfen, hinzuweisen, und dies soll vor allen Dingen im Nachfolgenden geschehen.

Es leuchtet von vornherein ein, dass sich die Verhältnisse der Mineralstoffaufnahme am einfachsten gestalten werden, wenn die Wurzeln sich lediglich mit Wasser, in welchem verschiedene Stoffe in Lösung vorhanden sind, in Con-

[1]) Vergl. SCHULZ-FLEETH, Poggd. Annal. 1851. Bd. 160. pag. 80.

tact befinden. Viel verwickelter sind die Verhältnisse dann, wenn die Pflanzen im Boden wurzeln. Unter solchen Umständen nehmen die Wurzelzellen die Mineralstoffe natürlich ebenfalls in gelöster Form auf, denn die ganze Beschaffenheit der Wurzelzellen ist ja eine derartige, dass nur in Lösung vorhandene Mineralstoffe in dieselben eintreten können. Aber woher stammen diese Lösungen im Boden?

Zunächst ist klar, dass das vom Boden festgehaltene oder auch frei in demselben circulirende Wasser bestimmte Pflanzennährstoffe in Lösung enthält. Das Wasser der meteorischen Niederschläge führt schon verschiedene Körper, die dasselbe aus der Atmosphäre aufnahm, in Lösung, wenn es mit dem Boden in Berührung gelangt. Nunmehr wirkt das Wasser aber weiter auf viele Bodenbestandtheile lösend und zersetzend ein, und die in Folge der Zersetzung organischer Substanzen im Boden entstehende Kohlensäure trägt nicht wenig dazu bei, den Gehalt der Bodenflüssigkeit an Pflanzennährstoffen noch mehr zu steigern. Es ist aber von besonderem Interesse, dass die Pflanzenwurzeln nicht nur im Stande sind, dem Organismus die in der Bodenflüssigkeit vorhandenen Substanzen gleichzeitig mit dem Wasser zuzuführen, sondern dass denselben überdies noch die Fähigkeit zukommt, ein nicht unerhebliches Quantum von Pflanzennährstoffen, welches zunächst noch im ungelösten Zustande im Boden zugegen ist, durch eigenthümliche Prozesse, die wir weiter unten specieller zu betrachten haben, selbst in Lösung überzuführen, und schliesslich aufzunehmen.

§ 48. Das Verhalten der Wurzeln in Berührung mit Nährstofflösungen. — Ich sehe hier zunächst völlig davon ab, dass den Pflanzenwurzeln, wie soeben bemerkt, die Fähigkeit zukommt, auf gewisse Bodenbestandtheile lösend einzuwirken. Dagegen soll es in diesem Paragraphen unsere Aufgabe sein, das Verhalten der Wurzeln bereits vorhandenen Lösungen gegenüber naher ins Auge zu fassen, und vor allen Dingen muss es sich darum handeln, die in dieser Beziehung auf experimentellem Wege festgestellten Thatsachen näher kennen zu lernen.

Die ersten eingehenderen Studien über die Salzaufnahme seitens der Pflanzenwurzeln sind von DE SAUSSURE durchgeführt worden[1]). Derselbe experimentirte mit *Polygonum Persicaria* sowie *Bidens canabina*, und er stellte die aus dem Boden gehobenen Untersuchungobjecte so lange in destillirtes Wasser, bis die Wurzelspitzen der Pflanzen sich zu verlängern begannen. Darauf wurden die Gewächse mit Salzlösungen in Berührung gebracht; sie verweilten in denselben so lange, bis das Volumen der Lösungen sich in Folge der Flüssigkeitsaufnahme seitens der Wurzeln auf die Hälfte vermindert hatte. Hätten die Pflanzenwurzeln die Lösungen genau in derjenigen Concentration, in welcher dieselben den Untersuchungsobjecten dargeboten wurden, aufgenommen, so würden die Lösungsrückstände nach Abschluss der Versuche genau die Hälfte der ursprünglich den Pflanzen dargebotenen Stoffe enthalten haben müssen. Es ergab sich aber, dass die Gewächse statt 50 g nur die folgenden Mengen der einzelnen Salze aufgenommen hatten:

	Polygonum Persicaria.	*Bidens canabina.*
Chlorkalium	14,7 g	16,0 g
Chlornatrium	13,0 „	15,0 „
Chlorammonium . . .	12,0 „	17,0 „
Schwefels. Natron . .	14,4 „	10,0 „
Salpeters. Kalk . . .	4,0 „	8,0 „

1) Vergl. DE SAUSSURE, Recherches sur la végétation. 1804, pag. 247.

Die Ergebnisse dieser sowie anderweitiger Beobachtungen SAUSSURE's berechtigen also zu dem Schluss, dass die Pflanzenwurzeln die ihnen zur Disposition stehenden Nährstofflösungen nicht als solche absorbiren, sondern dass sie relativ viel Wasser und verhältnissmässig wenig Salz aufsaugen. (SAUSSURE'sches Gesetz.) Weitere Versuche DE SAUSSURE's, bei deren Ausführung derselbe den Pflanzen nicht ein Salz allein, sondern gleichzeitig gleiche Quantitäten verschiedener Substanzen zur Disposition stellte, haben ergeben, dass die Pflanzenwurzeln die einzelnen Salze, welche nebeneinander in den Lösungen vorhanden waren, nicht in den nämlichen Mengen aufnahmen.

Den Untersuchungen SAUSSURE's hat man lange Zeit hindurch keine weitere Aufmerksamkeit zugewandt; erst neuerdings ist die Bahn, welche jener Gelehrte betreten hatte, weiter verfolgt worden, und zwar ist es das Verdienst von W. WOLF[1]), sehr eingehende Studien über die Mineralstoffaufnahme seitens der Bohnen sowie Maispflanzen durchgeführt zu haben. Ebenso beschäftigte sich KNOP[2]) mit den uns an dieser Stelle interessirenden Fragen, und wenn ich die Hauptresultate der Untersuchungen über die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzenwurzeln kurz zusammenfassen soll, so wäre etwa das Folgende geltend zu machen:

1. Aus den Lösungen verschiedener Salze, mögen dieselben auch die gleiche Concentration besitzen, nimmt eine und dieselbe Pflanze mit denselben Wassermengen nicht die gleichen Salzquantitäten auf.

2. Unter gewissen Umständen (bei erheblicherer Concentration der Lösungen) nehmen die Pflanzen aus Lösungen, mit denen sie sich in Berührung befinden, relativ weniger Salz als Wasser auf.

3. Unter anderen Umständen (bei geringer Concentration der Lösungen) treten aus den Salzlösungen relativ grössere Salz- als Wasserquantitäten in den vegetabilischen Organismus über[3]).

4. Stehen einer Pflanze gleichzeitig verschiedene Salze in ein und derselben Lösung zur Disposition, so übt häufig die Anwesenheit eines Salzes einen Einfluss auf die Aufnahme eines anderen Salzes aus.

Für die Beurtheilung derjenigen Erscheinungen, welche sich bei der Salzaufnahme seitens der Wurzeln geltend machen, und die, wie betont werden muss, in genauester Beziehung zu jenen bei der Bewegung der Mineralstoffe in den Pflanzen selbst zu Stande kommenden Phänomenen stehen, ist vor allen Dingen nicht zu vergessen, dass die Gewächse keineswegs als einfache Saugapparate fungiren. Würden die Wurzeln die ihnen zur Verfügung stehenden Nährstofflösungen als solche aufsaugen, so müssten sich bei lebhafter Transpiration der vegetabilischen Organismen alsbald sehr erhebliche Mineralstoffmengen in denselben anhäufen, und das gesammte Pflanzengewebe müsste wie mit Salzen incrustirt erscheinen. Zwar darf behauptet werden, dass der Transpirationsprozess nicht völlig ohne Einfluss auf den Verlauf der Salzaufnahme seitens der Wurzeln ist[4]), aber der Hauptsache nach sind doch anderweitige Vorgänge massgebend für den Modus derselben. Als wichtigste Factoren der Salzaufnahme seitens der Pflanzen sind nämlich die Prozesse der Imbibition, der gewöhnlichen Flüssigkeitsdiffusion

---

[1]) Vergl. W. WOLF, Versuchsstationen, B. 6, pag. 231 u. B. 7, pag. 193.

[2]) Vergl. KNOP, Kreislauf d. Stoffs, B. 1, pag. 655 u. B. 2, pag. 239.

[3]) Dieses zuerst von W. WOLF festgestellte Resultat zeigt also, dass das sogen. DE SAUSSURE'sche Gesetz keine allgemeine Gültigkeit besitzt.

[4]) Man vergl. SCHLÖSING, Compt. rend. T. 69, pag. 353.

und Osmose sowie die speziell im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommenden physiologischen Vorgänge, welche den Verbrauch der Mineralstoffe normiren, anzusehen. Von diesen Gesichtspunkten aus wollen wir die vier Hauptresultate der Untersuchungen SAUSSURE's, W. WOLF's und KNOP's betrachten.

Zu 1. Dass ein und dieselbe Pflanze aus Lösungen verschiedener Salze von gleicher Concentration nicht dieselben Salzmengen aufnimmt, wird zum Theil bereits verständlich, wenn man sich an das immer wieder aufs Neue bei der Ausführung der Untersuchungen über das Wesen der osmotischen Prozesse constatirte Ergebniss erinnert, wonach verschiedene Salze ein und dieselbe Membran mit ungleicher Geschwindigkeit passiren. Namentlich ist hier aber daran zu erinnern, dass diejenigen Körper, welche in der Pflanze in Folge physiologischer Prozesse in erheblichen Mengen verarbeitet werden, auch in beträchtlichen Quantitäten aufgenommen werden müssen. Erfährt ein Stoff im vegetabilischen Organismus keine Verarbeitung, so wird der Pflanzensaft alsbald relativ reich an dieser Substanz sein, und es liegt keine Ursache zur weiteren Aufnahme derselben von aussen vor. Wenn aber ein Körper im Organismus verbraucht wird, also aus dem Zellsafte verschwindet und dadurch seines osmotischen Gegendrucks verlustig geht, so wird die Pflanze neue Quantitäten dieser Verbindung aufnehmen können.

Zu 2. Die Erscheinung, dass die Pflanzen aus concentrirteren Salzlösungen, mit denen sich ihre Wurzeln in Berührung befinden, relativ wenig Salz, aber viel Wasser aufnehmen, erklärt sich für lebhafter transpirirende Gewächse in folgender Weise. Die von den Pflanzen aufgenommenen Salze können nur in beschränkten Quantitäten im Organismus verarbeitet werden. Die Pflanzensäfte müssen daher alsbald die Concentrationsverhältnisse der den Wurzeln zur Disposition stehenden Salzlösungen annehmen, wodurch der ferneren Salzaufnahme ein Ziel gesetzt wird, während die Wasserströmung durch die Pflanze unbehindert fortdauern kann.

Zu 3. Die Erscheinung, dass die Pflanzen den Salzlösungen relativ viel Salze und relativ wenig Wasser entziehen, muss sich namentlich dann geltend machen, wenn man es mit verdünnten Lösungen solcher Stoffe zu thun hat, die in den Zellen der Gewächse eine ausgedehntere Verarbeitung erfahren[1]). Diese Stoffe gehen in Folge dessen ihres osmotischen Gegendrucks verlustig, und die Diffusionsprozesse führen eine erneute Aufnahme derselben von aussen herbei.

Zu 4. Zur Erklärung der Erscheinung, dass die Aufnahme eines Körpers seitens der Pflanzen durch die Gegenwart anderer beeinflusst wird, ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, dass z. B. nach NIEWERTH[2]) das osmotische Verhalten eines Körpers selbst ausserhalb des Organismus durch die Gegenwart eines anderen Körpers modificirt wird. Wenn ferner z. B. eine Verbindung die Verarbeitung einer zweiten Verbindung in den Pflanzenzellen beschleunigt, so muss diese letztere bei Gegenwart jener ersteren in grösseren Quantitäten als bei Abwesenheit derselben von aussen aufgenommen werden.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen bezwecken allein, den Leser ganz im Allgemeinen über das Verhalten der Pflanzenwurzeln Salzlösungen gegenüber zu orientiren. Einer spezielleren Behandlung der berührten Verhältnisse stellen sich überhaupt heute noch erhebliche Schwierigkeiten in den Weg, da die ex-

[1]) In der That werden nach KNOP's Untersuchungen vollständige Nährstofflösungen, mit denen sich Pflanzenwurzeln in Berührung befinden, vor allen Dingen an Kali, Salpetersäure, Phosphorsäure und Schwefelsäure erschöpft.

[2]) Vergl. NIEWERTH, Inaugural-Dissert. Jena, 1875.

perimentellen Forschungen über die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen bis jetzt keineswegs zu einem auch nur einigermaassen befriedigenden Abschlusse gebracht worden sind. Ich möchte an dieser Stelle übrigens noch betonen, dass die Salze, welche den Wurzelzellen zur Aufnahme zur Verfügung stehen, in vielen Fällen gewiss nicht als solche in den pflanzlichen Organismus übertreten, sondern dass jene Salze vielmehr häufig unter dem Einfluss der Pflanzenzellen selbst eine Zersetzung erleiden. Dafür sprechen namentlich die Resultate gewisser Beobachtungen von KNOP, SACHSSE, LEHMANN, SCHREBER, W. WOLF[1]) und BIEDERMANN,[2]) wonach die Zellen solcher Samen, die sich mit Gypslösungen oder Lösungen von Chloriden in Berührung befinden, diese Verbindungen zersetzen können, sowie die Erscheinung, dass Nährstofflösungen, in denen sich Pflanzenwurzeln entwickeln, leicht eine stärker saure oder stärker alkalische Reaction annehmen können.[3])

§ 49. Das Verhalten der Wurzeln in Berührung mit dem Boden. — Wenn den Gewächsen in der Natur oder unter künstlich hergestellten Bedingungen allein wässerige Lösungen bestimmter Stoffe zur Disposition stehen, so werden sich die aufnehmenden Pflanzenzellen diesen letzteren gegenüber in der Weise verhalten, wie dies im vorigen Paragraphen angedeutet worden ist. Wenn die Gewächse sich aber in Contact mit Bodenmassen entwickeln, so machen sich noch eine Reihe anderweitiger Erscheinungen geltend, und für das Verständniss derselben ist namentlich auf das Nachstehende hinzuweisen.

1. Wenn eine Lösung, in der z. B. Kali- oder Ammoniaksalze vorhanden sind, mit Bodenmassen in Contact geräth, so macht sich die merkwürdige Erscheinung geltend, dass jenen Lösungen mehr oder minder erhebliche Quantitäten des Kalis oder Ammoniaks entzogen werden. Die Fähigkeit des Bodens, in der angedeuteten Weise auf eine Salzlösung einzuwirken, wird durch sein »Absorptionsvermögen« bedingt. An der Ausbildung der Lehre von den Absorptionserscheinungen hat sich eine grosse Anzahl hervorragender Naturforscher betheiligt (BRONNER, THOMPSON, WAY, PETERS, LIEBIG, HENNEBERG, STOHMANN, KNOP, A. MAYER etc.). Ich habe ebenfalls einige Untersuchungen über die hier in Rede stehende wichtige Bodeneigenschaft durchgeführt, aber es liegt mir fern, hier genauer auf die Resultate derselben sowie auf diejenigen anderer Beobachter einzugehen.[4]) Nur wenige Punkte müssen an dieser Stelle hervorgehoben werden.

Nicht alle Pflanzennährstoffe werden in gleichem Maasse von den Bodenbestandtheilen absorbirt. Ammoniak, Kali sowie Phosphorsäure absorbirt der Boden sehr lebhaft. Kalk, Magnesia, Natron Schwefelsäure und Kieselsäure vermag der Boden nur in relativ geringen Mengen zu absorbiren. Chlor sowie Salpetersäure werden nicht vom Boden gebunden. Es ist möglich, dass nicht nur die Basis, sondern ebenso die Säure desselben Salzes vom Boden absorbirt wird (z. B. phosphorsaures Kali). Unter Umständen wird allein die Basis, oder allein die Säure eines Salzes, welches in gelöster Form mit Bodenmassen in Contact geräth, von diesen festgehalten. Was die Ursachen der Absorptionserscheinungen

[1]) Vergl. KNOP, Kreislauf des Stoffs. Bd. 2. pag. 200.

[2]) Vergl. BIEDERMANN, Versuchsstationen. Bd. 9. pag. 372.

[3]) Vergl. A. MAYER, Lehrbuch d. Agriculturchemie. 2. Aufl. Bd. 1. pag. 278 und KNOP, Kreislauf d. Stoffs. Bd. 1. pag. 603.

[4]) Ich verweise den Leser auf meine umfänglichen Darstellungen über die Absorptionserscheinungen in meinen naturwissenschaftl. Grundlagen d. allgem. landwirthschaftl. Bodenkunde, 1876. pag. 308.

anbelangt, so glaube ich daran festhalten zu müssen, dass die Absorptionsprozesse als physikalisch-chemische Vorgänge angesehen werden müssen. Ich habe diese Anschauungsweise in meinen naturwissenschaftlichen Grundlagen der Bodenkunde näher zu begründen versucht und bin der Ansicht, dass die Salztheilchen den Lösungen seitens der Bodenpartikelchen zunächst unter Vermittelung rein physikalischer Kräfte (Adhäsionskräfte) entzogen werden. Damit allein kommt aber noch keine eigentliche Absorption zu Stande; diese erfolgt erst, wenn gewisse Bestandtheile der Bodenelemente mit den Salzmolekülen in chemische Wechselwirkung treten. Die Natur der zur Geltung kommenden chemischen Prozesse kann allerdings eine sehr mannigfaltige sein. Häufig ist der Verlauf der Vorgänge ein derartiger, dass, wenn der Boden z. B. mit einem Salz in Berührung gelangt, dessen Basis absorbirt wird, dessen Säure der Boden aber nicht zu binden vermag, die Bodenbestandtheile eine der Menge der absorbirten Basis äquivalente Quantität einer anderen Basis abgeben, die sich ihrerseits mit der nicht absorbirbaren Säure chemisch verbindet. Das neu entstandene Salz bleibt in der Bodenflüssigkeit gelöst.

2. Es liegt auf der Hand, dass die Wassermassen, welche von den absorptionsthätigen Bodenbestandtheilen durch Adhäsionskräfte festgehalten werden oder sich im ungebundenen Zustande zwischen den Bodenelementen bewegen, trotz des Absorptionsvermögens dieser letzteren dennoch gewisse Mineralstoffquantitäten in Lösung enthalten können. Denn wenn die Bodenflüssigkeit reich an diesen oder jenen Stoffen ist, so wird häufig nicht die Gesammtmenge derselben absorbirt, und ebenso darf nicht übersehen werden, dass die absorbirten Stoffe, wenngleich sie in Folge der erwähnten chemischen Prozesse unzweifelhaft in die Constitution der compacten Bodenelemente eingetreten sind, keineswegs in einen absolut unlöslichen, sondern nur in einen schwer löslichen Zustand übergeführt werden. Absorbirte Körper können nachgewiesenermaassen aufs Neue von der Bodenflüssigkeit in Lösung gebracht werden, und somit ist es gewiss, dass den Pflanzenwurzeln, die sich in Contact mit Bodenmassen entwickeln, neben absorbirten ebenso bereits in Lösung vorhandene Nährstoffe zur Disposition stehen. Aber immerhin ist die Menge dieser letzteren eine nicht sehr erhebliche. Dies gilt ganz insbesondere für das Kali, das Ammoniak sowie die Phosphorsäure, denn diese Körper sind einerseits nur in verhältnissmässig minimalen Quantitäten im Boden vorhanden, und die Erdtheilchen absorbiren dieselben andererseits besonders lebhaft. Wir gelangen daher schon von vornherein zu dem Resultate, dass den aufnehmenden Wurzelzellen die Fähigkeit zukommen muss, den Bodenmassen absorbirte Stoffe entziehen zu können.

Der erste, der mit allem Nachdruck auf dies Vermögen der Wurzelzellen hingewiesen hat, ist LIEBIG[1]) gewesen. Im Anschluss an die Auseinandersetzungen dieses Naturforschers sind dann mannigfaltige Fragen, die sich auf die Mineralstoffaufnahme der Pflanzen beziehen, von verschiedenen Seiten eingehender behandelt worden. Ich muss aber darauf verzichten diese, ein vorwiegend praktisches Interesse beanspruchenden Fragen hier näher zu beleuchten, und möchte die Aufmerksamkeit des Lesers allein auf jene Untersuchungen hinlenken, welche den Zweck hatten, die Fähigkeit der Wurzeln, dem Boden absorbirte Stoffe zu entziehen, auf experimentellem Wege darzuthun.

---

[1]) Vergl. LIEBIG, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 105. pag. 139.

3. Zunächst ist auf die von NÄGELI und ZÖLLER[1]) sowie von STOHMANN[2]) durchgeführten Vegetationsversuche über die Aufnahme absorbirter Nährstoffe hinzuweisen. Der letztere stellte seine Untersuchungen z. B. in der folgenden Weise an: Es wurde Torf mit einer Flüssigkeit, welche verschiedene Nährstoffe enthielt (Mistjauche) in Berührung gebracht, so dass der Torf die letzteren absorbiren konnte. Dann wurde der Torf 3 Wochen lang mit grossen Wassermengen ausgewaschen. Mit dem auf diesem Wege gewonnenen Material (ganz gesättigter Torf) wurden zwei Töpfe angefüllt. Zwei andere Töpfe empfingen eine Mischung, die aus gleichen Theilen des gesättigten und rohen Torfes bestand (halb gesättigter Torf). In zwei weitere Töpfe wurde eine Mischung, die aus 1 Theil gesättigtem und 3 Theilen rohem Torf bestand, eingefüllt ($\frac{1}{4}$ gesättigter Torf). Endlich wurden noch zwei Töpfe mit rohem Torf beschickt. Am 16. Mai wurden in jeden Topf 5 Maiskörner ausgesäet. Das Bodenmaterial wurde durch Begiessen mit destillirtem Wasser gleichmässig feucht erhalten, und es zeigte sich, dass sich die Pflanzen in Contact mit ganz gesättigtem Torf durchaus normal entwickelten, ja sogar schliesslich reife Samen producirten, während die Pflanzen im rohen Torf klein blieben und bald abstarben. Die Untersuchungsobjecte im halb oder $\frac{1}{4}$ gesättigten Torf bildeten sich zwar nicht so kräftig wie die im ganz gesättigten aus; sie entwickelten sich aber dennoch ziemlich normal.

Die Resultate der mitgetheilten Untersuchungen beweisen nun übrigens noch nicht unzweifelhaft, dass den Wurzelzellen die Fähigkeit zukommt, den Bodenelementen im absorbirten Zustande vorhandene Pflanzennährstoffe unmittelbar zu entziehen. Denn man kann annehmen, dass das destillirte Wasser, welches zur Durchfeuchtung der Torfmassen diente, denselben die absorbirten Körper allmählich entzog, so dass den aufnehmenden Wurzelzellen eine Nährstofflösung zur Disposition stand. Aus diesem Grunde ist es nothwendig, hier noch den directen Beweis dafür zu liefern, dass die Pflanzenwurzeln im Stande sind, im ungelösten Zustande vorhandene mineralische Massen anzugreifen.

Wenn man polirte Gesteinplatten auf den Boden passender Töpfe legt, die Platten mit Erde bedeckt und in diese Samen aussäet, so werden die sich entwickelnden Wurzeln bei ihrem nach abwärts gerichteten Wachsthum alsbald auf jene Gesteinplatten treffen und sich, diesen dicht anschmiegend, auf denselben ausbreiten. Bei der Ausführung derartiger Versuche, die namentlich von SACHS[3]) unter Benutzung von Marmor-, Dolomit-, Magnesit- sowie Osteolithplatten und sehr verschiedener Pflanzen durchgeführt worden sind, zeigte sich schliesslich, dass die Wurzeln im Stande sind, das Gestein an den Contactstellen aufzulösen und ein mehr oder minder scharf begrenztes Bild ihres Verlaufes auf denselben zurückzulassen. Danach unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass die Pflanzenwurzeln, wie sie unter besonderen Umständen im Stande sind, Gesteinplatten zu corrodiren, ebenso unter natürlichen Verhältnissen lösend und zersetzend auf die Bodenbestandtheile einzuwirken. Auf diese Weise können aber nicht allein absorbirte Stoffe, sondern ebenso geringe Mengen solcher Körper, die sich von vorn herein an der Zusammensetzung der compacten Bodenelemente betheiligten, in Lösung übergeführt werden, um schliesslich in den vegetabilischen Organismus selbst überzugehen.

---

[1]) Vergl. NÄGELI und ZÖLLER, Versuchsstationen. Bd. 5. pag. 40.

[2]) Vergl. STOHMANN, Versuchsstationen. Bd. 6. pag. 424.

[3]) Vergl. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie. pag. 188.

Handelt es sich schliesslich darum, die Ursachen, welche das Zustandekommen der Corrosionserscheinungen bedingen, festzustellen, so ist in erster Linie darauf hinzudeuten, dass sich die aufnehmenden Wurzelzellen (namentlich die Wurzelhaare) den compacten Bodenelementen überaus dicht anschmiegen, förmlich mit ihnen verwachsen und somit in den innigsten Contact mit denselben gerathen. Die im imbibirten Zustande in den Membranen der erwähnten Zellen vorhandene Flüssigkeit enthält Kohlensäure und vielleicht auch diese oder jene organische Verbindung in Lösung. Diese Flüssigkeit wird also an den Contactstellen zwischen den Bodenelementen und den Pflanzenzellen lösend und zersetzend auf die Erdtheilchen oder grösseren Gesteinbruchstücke einwirken müssen, also zur Entstehung löslicher Verbindungen Veranlassung geben, die unmittelbar in die Pflanzenzellen überzutreten vermögen. Zur Veranschaulichung der erwähnten Verhältnisse hat ZÖLLER auf Anregung LIEBIG's das folgende Experiment angestellt. Es wurde ein Glasgefäss mit angesäuertem Wasser angefüllt, über die Oeffnung des Glases eine thierische Membran gebunden, so dass jene Flüssigkeit die untere Fläche der Haut berührte, und auf die nach aussen gewandte Seite der Membran gelangten schliesslich Stückchen von phosphorsaurem Kalk. Die saure Flüssigkeit imbibirte die Membran, wirkte lösend auf das Phosphat ein, so dass sich in dem angesäuerten Wasser die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk alsbald constatiren liess. Das Resultat des erwähnten Versuchs zeigt demnach schlagend, dass Flüssigkeiten, die im imbibirten Zustande in Membranen vorhanden sind, lösend auf solche Körper, welche sich mit diesen Membranen in innigem Contact befinden, einwirken können, und damit fällt zugleich ein helles Licht auf die Ursachen, welche das Zustandekommen der durch die Wurzelzellen hervorgerufenen Corrosionserscheinungen bedingen.

Dritter Abschnitt.

Die Stoffwechselprozesse im vegetabilischen Organismus.

Erstes Kapitel.

Einleitende Bemerkungen.

§ 50. Begriffsbestimmung. — Es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass sämmtliche Pflanzen bestimmter organischer Verbindungen zur normalen Entwicklung bedürfen. Das organische Bildungsmaterial wird den Gewächsen entweder von aussen als solches zugeführt, oder sie erzeugen dasselbe selbst in ihrem Organismus. (Assimilation, Bildung von Proteïnstoffen). Diese in den Pflanzen producirten oder von denselben aufgenommenen organischen Stoffe erfahren in den Zellen selbst mannigfaltige Metamorphosen. Sie können zur Bildung für die Zwecke des Wachsthums der Gewächse geeigneter Verbindungen, zur Erzeugung sehr verschiedener anderweitiger Substanzen, die im Innern der Zellen abgelagert werden, dienen, ja sie erfahren sogar sehr allgemein tiefgreifende, mit Kohlensäure- sowie Wasserproduction verbundene Zersetzungen. In Folge der erwähnten Vorgänge werden aber nicht allein die für die Fortexistenz der Pflanzen nothwendigen Stoffe gebildet, sondern jene Prozesse führen ebenso zur Freiwerdung der für das Leben der Gewächse erforderlichen Kräfte, und im Folgenden wird

es nunmehr unsere Aufgabe sein, diese Stoffwechselprozesse des vegetabilischen Organismus näher zu beleuchten.

Wenn man einen Blick auf die Lebensvorgänge in dem Organismus einer einzelligen Alge wirft, so zeigt sich, dass in diesem Falle in ein und derselben Zelle jene Vorgänge, welche zur Erzeugung stickstofffreier organischer Stoffe aus anorganischem Material führen, sowie Stoffwechselprocesse räumlich und zeitlich neben einander zu Geltung kommen können. Unter dem Einfluss des Lichtes ist das Zustandekommen des Assimilationsprozesses möglich; ebenso können Proteïnstoffe auf Kosten der erzeugten Assimilationsprodukte und von aussen aufgenommener Stickstoffverbindungen gebildet werden, und gleichzeitig verlaufen mannigfaltige anderweitige Stoffwechselprozesse in dem einzelligen Organismus. Mit der weitgehenden morphologischen Gliederung, welche die höheren Gewächse erfahren, geht, wie bereits an anderer Stelle erwähnt worden ist, auch eine ausgedehnte physiologische Arbeitstheilung Hand in Hand. Bestimmten Organen fällt unter solchen Umständen in erster Linie die Aufgabe zu, assimilatorisch thätig zu sein; andere besorgen die Wasser- sowie Mineralstoffaufnahme aus dem Boden, und wieder andere können z. B. in sofern für die Existenz der Pflanzen von Bedeutung sein, als sie sich allmählich während der Dauer einer Vegetationsperiode mit Reservestoffen, d. h. solchen Körpern anfüllen, die zunächst noch keine weitere Verwendung erfahren, sondern erst im kommenden Jahre für das erste Wachsthum junger Pflanzen oder neuer Sprosse Verwendung finden. So sammeln sich im Endosperm, im Perisperm oder in den Cotyledonen der Samen, in Knollen, Wurzeln oder holzigen Stammtheilen nicht selten erhebliche Reservestoffquantitäten an, und in dem Maasse, wie die Pflanzentheile, welche später während einer gewissen Periode auf Kosten der aufgespeicherten organischen Körper leben, zur Ausbildung gelangen, verschwinden die Inhaltsstoffe der genannten Reservestoffbehälter. Wenn aber nicht alle Organe höherer Pflanzen im Stande sind, das organische Material, welches für die Weiterentwicklung des Organismus unentbehrlich ist, zu erzeugen, so leuchtet von selbst ein, dass in der Pflanze Stoffbewegungen zu Stande kommen müssen, die den Uebertritt bestimmter Substanzen aus einem Pflanzentheil in andere vermitteln. Die Wurzelzellen sind z. B. nicht im Stande, organische Körper durch Assimilation zu erzeugen. Sie bedürfen aber organischer Stoffe für die Zwecke des Wachsthums, und es müssen ihnen dieselben also aus den oberirdischen, grünen Organen zugeführt werden.

Während es, wie im ersten Abschnitt gezeigt worden, keine besonderen Schwierigkeiten hat, die Eigenthümlichkeiten des Assimilationsprozesses scharf zu charakterisiren, so gelingt es keineswegs so leicht, die allgemeinen Merkmale der Stoffwechselprozesse anzugeben. Das Wesen des Stoffwechsels ist darin zu suchen, dass in den Pflanzen vorhandene organische Substanzen in anderweitige Körper übergeführt werden, und zwar kann bei diesen Vorgängen eine Bildung von Kohlensäure und Wasser sowie anderer Gase erfolgen, oder es kann dies unterbleiben. Zur Charakteristik der Stoffwechselvorgänge ist noch das Folgende hervorzuheben, und namentlich darf der Unterschied, der zwischen der Assimilation einerseits und den Stoffwechselprozessen andererseits besteht, nicht übersehen werden[1]).

[1]) Mit den nachfolgenden Sätzen sind daher diejenigen zu vergleichen, welche im ersten Paragraphen dieses Buches zur Charakteristik des Assimilationsvorganges aufgestellt wurden.

1. Stoffwechselprozesse machen sich nicht allein in den chlorophyllführenden, sondern überhaupt in allen lebenden Pflanzenzellen geltend.

2. Stoffwechselprozesse finden in den Pflanzenzellen bei Abschluss sowie bei Zutritt des Lichtes statt.

3. Während der Assimilationsprozess stets zu einer Sauerstoffabscheidung führt, sind nur vereinzelte Stoffwechselprozesse im Stande, die nämliche Erscheinung herbeizuführen. Es scheint mir festzustehen, wie ich im vierten Kapitel dieses Abschnittes zeigen werde, dass in den Pflanzenzellen unter Umständen Pflanzensäuren zu Kohlehydraten reducirt werden können, und dass derartige Prozesse, die allein unter Mitwirkung des Lichtes in chlorophyllhaltigen Zellen zu Stande kommen, mit Sauerstoffabscheidung verbunden sind. Da das Wesen der Assimilation nun in einer Bildung organischer Verbindungen aus anorganischem Material besteht, die erwähnten Säuren aber zu den organischen Körpern gehören, so sind die hier in Rede stehenden Reductionsprozesse als Stoffwechselvorgänge anzusehen. Neben organischen Körpern werden in Folge vieler Stoffwechselprozesse Wasser und Kohlensäure erzeugt. Zuweilen treten auch noch andere Gase als Stoffwechselprodukte auf, während bestimmte Stoffwechselprozesse überhaupt nicht zur Bildung gasförmiger Körper führen.

4. Wenn grüne Pflanzen dem Einflusse des Lichtes entzogen werden und in Folge dessen nicht assimiliren können, so erleidet ihr Trockengewicht eine fortdauernde Verminderung. Die Stoffwechselprozesse führen unter Kohlensäure- sowie Wasserbildung zu einer Zerstörung vorhandener organischer Verbindungen, aber trotzdem diese Vorgänge sich unter allen Umständen in den Pflanzenzellen geltend machen, tritt der Erfolg, den sie herbeiführen, dennoch allein bei Abwesenheit des Lichts deutlich hervor, da die Verluste bei Lichtzutritt durch das Stattfinden der Assimilation mehr als gedeckt werden können. Uebrigens sei bemerkt, dass, wenngleich der Stoffwechsel im Ganzen und Grossen zu einer Verminderung des Trockengewichtes der Pflanzen führt, dennoch einige Stoffwechselprozesse existiren, welche eine Steigerung des Trockensubstanzgehaltes bestimmter P f l a n z e n z e l l e n bedingen.

5. Im Allgemeinen muss der Stoffwechsel in den Pflanzen zu einer Auslösung der in der organischen Substanz aufgespeicherten potentiellen Energie und Freiwerdung actueller Energie (Wärme, Licht, mechanische Arbeit) führen. Sehr deutlich tritt dieser Vorgang der Auslösung von Kräften bei der durch den freien atmosphärischen Sauerstoff vermittelten und mit Kohlensäure- sowie Wasserbildung verbundenen langsamen Verbrennung (Verathmung) organischer Stoffe in den lebenden Pflanzenzellen hervor. Ebenso wird bei der Bildung der Proteïnstoffe aus Kohlehydraten und stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen eine gewisse Kraftsumme ausgelöst, und dieser Umstand, insbesondere aber der weitere, dass die Entstehung der Eiweisskörper nur unter Beihülfe organischer Substanzen erfolgen kann, lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Vorgänge bei der Proteïnstoffbildung als Stoffwechselprozesse gedeutet werden müssen. In Folge einiger Stoffwechselvorgänge geht übrigens actuelle Energie in potentielle Energie über.

§ 51. D a s W e s e n d e s L e b e n s p r o z e s s e s. — Für die Naturwissenschaft ist die Erkenntniss von der weittragendsten Bedeutung geworden, dass sich die eigentlichen Lebensprozesse der Organismen in dem Protoplasma der Zellen abwickeln. Solche Zellen, die kein Plasma mehr führen, können daher keineswegs noch als lebende Gebilde angesehen werden. Man hat sich vielfach bemüht

die letzte Ursache der wunderbaren Lebenserscheinungen der Pflanzen und Thiere festzustellen, und wenngleich sich derartigen Bestrebungen sehr bedeutende Schwierigkeiten in den Weg stellen, so liegt doch von vornherein auf der Hand, dass dem Protoplasma als dem Träger der Lebenserscheinungen eine ganz eigenthümliche Natur zukommen muss, denn das Zustandekommen der besonderen Lebensphänomene setzt auch die Wirksamkeit ganz besonderer Ursachen voraus.[1])

Es gehört, wie sich von selbst versteht, zu den wichtigsten Aufgaben der Physiologie, diese Ursachen der Lebenserscheinungen festzustellen, und ich werde mich bemühen müssen, das in Frage stehende Problem in diesem Paragraphen zu behandeln. Aber um dafür den geeigneten Ausgangspunkt zu gewinnen, müssen zunächst noch einige anderweitige Verhältnisse Berücksichtigung erfahren.

Man ging in der Pflanzenphysiologie bisher fast allgemein von der Anschauung aus, dass die stickstofffreien organischen Körper in den Zellen bei dem Zustandekommen des Stoffwechsels, ohne vorher mit stickstoffhaltigen Stoffen in chemische Wechselwirkung gerathen zu sein, gewisse tiefgreifende Zersetzungen erleiden. Nach dieser Auffassung tritt z. B. die Stärke, die bei der Keimung amylumreicher Samen verarbeitet wird, als solche oder nachdem sie in andere stickstofffreie Stoffe übergegangen ist, in chemische Wechselwirkung mit dem Sauerstoff der Luft. Kohlensäure, Wasser sowie eine für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Substanz werden gebildet, und in dem Maasse, wie die Evolution des Embryo der Samen fortschreitet, verschwindet das Amylum. Ebenso glaubte man dass die durch den Assimilationsprozess erzeugte und für den direkten Verbrauch in grünen oder kein Chlorophyll führenden Pflanzenzellen bestimmte Stärke, unmittelbar verarbreitet werde.

Dagegen ist in neuester Zeit eine andere Anschauung mehr in den Vordergrund getreten, und ich habe mich selbst bemüht, derselben eine tiefere Begründung zu verleihen, weil es mir allerdings von der höchsten Wichtigkeit erscheint, dieser neuen Auffassung die grösste Aufmerksamkeit zuzuwenden.[2])

Es wird im nächsten Kapitel dieses Abschnittes gezeigt werden, dass in den Pflanzenzellen ganz allgemein — allerdings leicht nachweisbar nur unter besonderen Umständen — Säureamide sowie Amidosäuren (z. B. Asparagin und Leucin) entstehen. Diese stickstoffhaltigen Verbindungen gehen aus den Eiweissstoffen des Protoplasma hervor, und wir dürfen annehmen, dass diese letzteren neben jenen Stickstoffverbindungen stets gewisse stickstofffreie organische Körper als Zersetzungsprodukte liefern. Dafür sprechen einerseits gewisse Ergebnisse, zu denen man bei dem Studium des Verhaltens der Eiweissstoffe verschiedenen Reagentien gegenüber gelangt ist; andererseits aber findet die erwähnte Auffassung ihre vorzüglichste Stütze durch gewisse Beobachtungsresultate, die an lebenden Pflanzenzellen selbst gewonnen werden können. Ich werde nämlich im nächsten Kapitel zeigen, dass die in den Pflanzenzellen entstandenen Säureamide und Amidosäuren nach den übereinstimmenden Resultaten verschiedener neuerer Untersuchungen unter Beihülfe stickstofffreier organischer Körper zur Neubildung

[1]) Man hüte sich nur vor der Anschauung, als ob hier besondere Lebenskräfte, die von ganz anderer Natur als unsere bekannten physikalischen und chemischen Kräfte sind, in Betracht kämen.

[2]) Vergl. DETMER, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen, 1880, pag. 155. Vergl. ferner eine von mir verfasste, demnächst in PRINGSHEIM's Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik erscheinende Abhandlung.

von Eiweissstoffen Verwendung finden können, und wenn dies, wie in keiner Weise bezweifelt werden kann, der Fall ist, so erscheint es ebenso im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Proteïnstoffe in den Pflanzenzellen stickstofffreie organische Verbindungen neben Amidosäuren und Säureamiden als Zersetzungsprodukte liefern. Hält man an dieser Anschauung fest, so hat man sich vorzustellen, dass die Proteïnstoffe des lebenden Plasma unter allen Umständen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper zerfallen. Die ersteren können sich entweder in den Pflanzenzellen als solche anhäufen oder sich unter günstigen Umständen mit stickstofffreien Verbindungen (z. B. mit Zuckermolekülen, die aus Amylum, welches soeben als Assimilationsprodukt entstanden oder vielleicht bereits in Reservestoffbehältern abgelagert war, hervorgegangen sind) zur Neubildung von Proteïnstoffen vereinigen. Die stickstofffreien Zersetzungsprodukte der Proteïnstoffe unterliegen dagegen bei Luftzutritt einem Oxydationsprozesse, sie liefern das Material zur Bildung von Kohlensäure und Wasser (Athmungsprodukte), sowie eines für die Zwecke des Wachsthums verwerthbaren Körpers. Somit können die gewöhnlichen Erscheinungen der Pflanzenathmung (Kohlensäure- und Wasserbildung) nicht dadurch zu Stande kommen, dass der atmosphärische Sauerstoff zersetzend auf die in den Pflanzenzellen vorhandenen Assimilationsprodukte oder auf solche Körper, die unmittelbar aus denselben hervorgegangen sind, einwirkt. Vielmehr muss jenen Athmungsprozessen die Bildung des für die Athmung geeigneten Materials in Folge der Zersetzung von Proteïnstoffen vorangehen. Die dabei entstehenden stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte können aufs Neue zur Proteïnstofferzeugung Verwendung finden, und da die entstandenen Eiweissmoleküle wiederum zerfallen, so macht sich unter bestimmten Bedingungen ein fortdauerndes Spiel der Zersetzung und Neubildung von Proteïnstoffen in den lebenden Zellen geltend.

Auf verschiedene der hier flüchtig erwähnten Verhältnisse komme ich weiter unten eingehender zurück. An dieser Stelle verdient allein der Umstand unser besonderes Interesse, dass die Proteïnstoffe des Plasma der Pflanzenzellen unter Bildung stickstoffhaltiger sowie stickstofffreier Produkte ganz allgemein einem Zersetzungsvorgange unterliegen. Fragt man nach den Ursachen dieser Zersetzung, so ist meiner Meinung nach zu antworten, dass dieselbe in der eigenthümlichen Constitution der Proteïnstoffe des Plasma selbst gesucht werden muss. Wie sich die Cyanwasserstoffsäure allmählich von selbst zersetzt, wie Chlorstickstoff und Jodstickstoff unter Umständen ohne äussere nachweisbare Veranlassung in ihre Elemente zerfallen, so zerfallen die Eiweissstoffe des lebensthätigen Plasma ebenfalls in verschiedene Körper. Wir haben es hier wie dort mit einer Selbstzersetzung der Moleküle zu thun, und auf diese Selbstzersetzung ist das Wesen des Lebensprozesses zurückzuführen.

Nach der von mir in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen sowie in einer demnächst in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erscheinenden Abhandlung bereits ausführlicher entwickelten Dissociationshypothese unterscheide ich mit Pflüger[1]) zwischen lebendigen und todten Eiweissmolekülen. Die Atome der letzteren befinden sich in dem Zustande eines stabilen Gleichgewichts; sie können zwar durch äussere Einflüsse zur Umlagerung und zur Bildung neuer Verbindungen veranlasst werden.

1) Vergl. Pflüger, Archiv f. d. gesammte Physiologie, 1875. Bd. 10, pag. 300. Ich schliesse mich in verschiedenen Punkten den Ausführungen Pflüger's an.

aber sie lagern sich nicht ohne äusseren Anstoss um. Den todten Eiweissmolekülen fehlt die Fähigkeit der Selbstzersetzung. Die lebendigen Eiweissmoleküle zerfallen unter allen Umständen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomgruppen. Ihre Atome unterhalten continuirlich eine lebhafte intermolekulare Bewegung, und dieselbe ist die Ursache der erfolgenden Selbstzersetzung oder Dissociation, die eben als besondere Ursache der besonderen Lebenserscheinungen anzusehen ist.

Zur näheren Charakteristik meiner Dissociationshypothese ist noch auf das Folgende hinzuweisen:

1. Ich nehme an, dass die lebendigen Eiweiss- oder Proteïnstoffmoleküle mit den Tagmen des Plasma identisch sind, d. h. jedes Tagma des Plasma stellt ein lebendiges Eiweissmolekül, oder, wie ich sage, eine Lebenseinheit dar.

2. Verschiedene äussere Umstände können die Energie, mit der die intermolekulare Bewegung der Atome der Lebenseinheiten resp. die Selbstzersetzung derselben erfolgt, beschleunigen oder verlangsamen. Höhere Temperatur muss z. B. beschleunigend auf den Verlauf der in Rede stehenden Prozesse einwirken, aber wenn die Temperatur eine gewisse Grenze überschreitet, so wird die Bewegung der Atome der Lebenseinheiten eine so lebhafte, dass diese letzteren eine völlige Vernichtung erfahren.

3. Die Zerstörung der lebendigen Eiweissmoleküle oder Lebenseinheiten, die durch sehr verschiedene Ursachen bedingt werden kann (zu hohe oder zu niedrige Temperatur, Gifte etc.) führt, indem die Atome aus dem labilen in den stabilen Gleichgewichtszustand übergehen, zur Bildung todter Eiweissmoleküle.[1])

4. Die Tagmen der plasmatischen Gebilde, welche in den Zellen ruhender Pflanzentheile (z. B. der Samen) vorhanden sind, dürfen nicht als lebensthätig aufgefasst werden. Die Eiweissmoleküle ruhender Pflanzentheile sind aber ebenso wenig sämmtlich todt; sie sind vielmehr lebensfähig, denn die intramolekulare Bewegung ihrer Atome und die Selbstzersetzung, welche nur eine vorübergehende Sistirung erfahren haben, können unter günstigen Bedingungen (Wasserzufuhr) leicht in die Erscheinung treten.

5. Die Entstehung der lebendigen Eiweissmoleküle ist nothwenig mit einem Verbrauch von actueller Energie verbunden, denn die intermolekulare Bewegung der Atome der Lebenseinheiten ist ohne einen solchen vorausgegangenen Kraftverbrauch undenkbar. Umgekehrt muss bei der Dissociation der Lebenseinheiten actuelle Energie frei werden. Wenn Pflanzenzellen getödtet werden und die lebendigen also in todte Eiweissmoleküle übergehen, so muss ebenfalls lebendige Kraft ausgelöst werden, denn die Atome der Lebenseinheiten werden ja in Folge der Vernichtung der Lebensfähigkeit des Plasma in einen stabilen Gleichgewichtszustand übergeführt. Vielleicht liesse sich sogar auf experimentellem Wege direct nachweisen, dass Wärme frei wird, wenn Pflanzentheile aus dem lebenden in den todten Zustand übergeführt werden.[2])

---

[1]) Bezüglich der Wirkung der Gifte auf die Lebenseinheiten sei hier noch bemerkt, dass manche derselben die Lebensthätigkeit der Zellen unzweifelhaft vernichten, indem sie sich chemisch mit den Lebenseinheiten verbinden. Andere Gifte scheinen die Lebenseinheiten des Plasma aber dadurch in todte Eiweissmoleküle überzuführen, dass sie die Bewegung der Atome der ersteren in bestimmter Weise beeinflussen. Solche Gifte können entweder lähmend oder reizend wirken.

[2]) Ich will hier noch erwähnen, dass meiner Meinung nach die mechanische Kraft, welche für das Zustandekommen der Protoplasmabewegungen (Rotation, Schwärmsporenbewegung etc.)

6. Ich nehme an, namentlich um die Verschiedenartigkeit der Stoffwechselprozesse, wie eine solche ja thatsächlich im Organismus verschiedener Gewächse hervortritt, zu erklären, dass sich die Lebenseinheiten der einzelnen Pflanzenspecies nicht vollkommen gleichen. Die Lebenseinheiten oder lebendigen Eiweissmoleküle nahe verwandter Gewächse sind einander sehr ähnlich; Pflanzen von durchaus verschiedenartigem Charakter bergen auch in ihren Zellen Lebenseinheiten, denen ein recht differentes Verhalten eigenthümlich ist. Ich nehme demnach keinen Anstand, die lebendigen Eiweissmoleküle verschiedener Pflanzenspecies als verschiedene chemische Individuen aufzufassen, die sich allerdings in mancher Hinsicht sehr ähnlich verhalten.

§ 52. Allgemeine Charakteristik der Stoffwechselprozesse. — Nachdem festgestellt worden ist, welche Merkmale den Stoffwechselprozessen im Allgemeinen und namentlich im Gegensatz zu der Assimilation eigenthümlich sind, und nachdem wir versucht haben, uns eine Vorstellung über das Wesen des Lebensprozesses zu bilden, erscheint es, bevor wir zur speziellen Besprechung des pflanzlichen Stoffwechsels übergehen, noch geboten, die verschiedenen Kategorien der Stoffwechselprozesse sowie die mit denselben Hand in Hand gehenden Athmungsvorgänge in Kürze zu charakterisiren[1]).

1. Als Athmungsprozesse überhaupt sind diejenigen Vorgänge in den lebenden Pflanzenzellen aufzufassen, welche mit einer Aufnahme oder Abscheidung von Gasen verbunden sind. Dieser Satz bedarf aber einiger Einschränkung, indem die in Folge der Assimilation zur Geltung kommende Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe nicht als Athmungserscheinungen betrachtet werden dürfen. Ebenso kann die Wassergasabgabe der Pflanzen in Folge der Transpiration nicht als ein Athmungsprozess gedeutet werden. Von Athmungsprozessen kann nur die Rede sein, wenn in den Pflanzenzellen Stoffwechselprozesse zur Geltung kommen, und es erscheint mir zweckmässig, nicht allein die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, wie es häufig geschehen ist, sondern überhaupt jeden unmittelbar in Folge des Stoffwechsels zu Stande kommenden Gasaustausch als einen Athmungsprozess aufzufassen.

2. Als normale Athmung bezeichne ich diejenige Form der Pflanzenathmung, welche mit Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe eines gleichen Volumen Kohlensäure verbunden ist.

3. Die Vinculationsathmung, welche neben normaler Athmung namentlich dann zur Geltung kommt, wenn Fette im Pflanzenkörper einer Oxydation unterliegen, ist durch alleinige Sauerstoffaufnahme ohne Kohlensäureabgabe charakterisirt.

4. Die innere Athmung unterscheidet sich dadurch ganz wesentlich von den erwähnten Formen der Athmung, dass sie nicht mit einer Aufnahme freien athmosphärischen Sauerstoffs verbunden ist. Bei dem Zustandekommen der inneren Athmung wird sehr allgemein Kohlensäure producirt, aber der Sauerstoff dieser Kohlensäure stammt nicht aus der Atmosphäre, sondern er wird

erforderlich ist, der Dissociation der Lebenseinheiten in den lebensthätigen Zellen ihren Ursprung verdankt. Wie das Wasser dem Fisch, oder die Luft dem Vogel, so bietet der Zellsaft oder das Wasser ausserhalb der Zellen dem Protoplasma die Stützpunkte dar, deren es zur Ausführung seiner Bewegungen bedarf. Man vergl. NÄGELI und SCHWENDENER. Das Mikroskop 1877. pag. [illegible]

1) Man vergl. über das Folgende meine vergl. Physiologie d. Keimungsprozesses d. Samen 1880. pag. 8.

solchen Verbindungen, die bereits in den Pflanzenzellen vorhanden waren, entzogen. Einige Pilzformen erzeugen neben Kohlensäure auch Wasserstoff als Produkt innerer Athmung.

5. Die Insolationsathmung kommt zur Geltung, wenn organische Säuren unter dem Einflusse des Lichtes zur Bildung von Kohlehydraten Verwendung finden. Diese Form der Athmung ist mit Sauerstoffabgabe und einer Anhäufung von potentieller Energie in den producirten Verbindungen verbunden.

6. Die in den Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommenden Dissociationsprozesse sind dadurch ausgezeichnet, dass sie ohne Mitwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs zu einer Zersetzung organischer Substanzen führen. Nach meiner Anschauung zerfallen die Lebenseinheiten des Plasma unter allen Umständen in stickstoffhaltige Körper sowie in stickstofffreie Atomgruppen. Diese letzteren können unter besonderen Umständen (Mangel des freien Sauerstoffs) unter weiterer Dissociation das Material zur Bildung von Kohlensäure, Alkohol etc. liefern. Dissociationsprozesse finden ferner in den Zellen statt, wenn z. B. Amylum in Dextrin und Maltose zerfällt, oder wenn Glyceride in freie Fettsäuren und Glycerin gespalten werden. Diese letzteren Vorgänge erfolgen unter Vermittelung von Fermenten.

7. Im Gegensatz zu den Dissociationsprozessen stehen die Associationsvorgänge. Dieselben bewirken die Entstehung neuer Verbindungen in Folge der Vereinigung organischer Körper. Ein in den lebenden Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommender Associationsprozess ist dadurch charakterisirt, dass sich Säureamide oder Amidosäuren mit stickstofffreien organischen Körpern zur Bildung von Proteïnstoffen vereinigen.

8. Das Wesen der Decompositionsprozesse ist darin zu suchen, dass gewisse organische Verbindungen in den Pflanzenzellen unter Bildung von Kohlensäure sowie Wasser tiefgreifende Zersetzungen erfahren. Diese Vorgänge sind aber mit der Aufnahme freien atmosphärischen Sauerstoffs verbunden, oder sie erfolgen unter Mitwirkung von Sauerstoffatomen, die in Verbindung mit anderweitigen Elementen neben der sich zersetzenden Substanz in den Zellen vorhanden waren. Die Decompositionsprozesse führen stets zu einer Freiwerdung von Kräften, und meistens entstehen in Folge derselben neben den Athmungsprodukten organische Verbindungen, die in den Zellen verbleiben und zur Bildung neuer Körper Verwendung finden können. Decompositionsprozesse, verbunden mit normaler Athmung, kommen in den Pflanzen zur Geltung, wenn die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten unter Mitwirkung des freien Sauerstoffs verbrennen und neben Kohlensäure sowie Wasser, organische, für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Stoffe gebildet werden. Mit innerer Athmung verbundene Decompositionsprozesse vollziehen sich bei der Bildung von Proteïnstoffen aus organischen stickstofffreien Substanzen (wahrscheinlich den stickstofffreien Dissociationsprodukten der Lebenseinheiten) und Salpetersäure.

9. In Folge der Prozesse der Stoffmetamorphose erleiden die organischen Verbindungen keine tiefgreifenden Zersetzungen; sie werden vielmehr, häufig unter Wasseraufnahme und unter Mitwirkung von Fermenten, ihrer Gesammtmasse nach in andere organische Verbindungen übergeführt. Prozesse der Stoffmetamorphose kommen z. B. zur Geltung, wenn Proteïnstoffe in Peptone umgewandelt werden, oder wenn Maltose in Dextrose übergeht.

10. Als plastische Stoffe sind diejenigen Körper zu bezeichnen, welche

zur Bildung der organisirten Zellenbestandtheile (Cellulosemembranen, Stärke-körner, plasmatische Gebilde) Verwendung finden können. Dextrin, Zuckerarten, Inulin, Fette, Asparagin etc. sind demnach als plastische Stoffe zu betrachten.

11. Als Degradationsprodukte sind solche Substanzen aufzufassen, welche in Folge stofflicher Veränderungen organisirter Zellenbestandtheile entstehen und keine weitere Verwendung zur Bildung neuer organisirter Gebilde erfahren. Als Degradationsprodukte sind z. B. anzusehen: Bassorin, Arabin, Lignin, Cutin etc.

12. Nebenprodukte des Stoffwechsels sind solche Körper, die in Folge von Dissociations- oder Decompositionsprozessen aus plastischen Stoffen entstehen, aber keine weitere Verwendung zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile finden. Vor allen Dingen sind Kohlensäure, Wasser und Alkohol als Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels aufzufassen. Ferner betrachte ich die Alkaloïde, Glycoside, Pflanzensäuren etc. als Nebenprodukte, und man kann sich vorstellen, dass diese stickstofffreien oder stickstoffhaltigen Verbindungen neben plastischen Körpern in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma oder der Decomposition der stickstofffreien Dissociationsprodukte der Eiweissmoleküle gebildet werden.

Zweites Kapitel.

Das Verhalten der stickstoffhaltigen Verbindungen der Pflanzen.

§ 53. Die pflanzlichen Proteïnsubstanzen — a) Eigenschaften der Proteïnstoffe. Es unterliegt keinem Zweifel, das die Proteïnstoffe als wichtigste Bestandtheile der plasmatischen Gebilde der Pflanzenzellen, mögen dieselben im lebensthätigen oder nur im lebensfähigen Zustande vorhanden sein, angesehen werden müssen. Für den Physiologen besitzt selbstverständlich vor allen Dingen die Frage nach der chemischen Natur der lebendigen Eiweissmoleküle ein besonders lebhaftes Interesse, und nach der oben von mir geltend gemachten Anschauung, dass den Proteïnstoffmolekülen in den Zellen verschiedener Pflanzenspecies nicht durchaus die nämlichen Eigenschaften zukommen, müsste es sich in erster Linie darum handeln, die Ursachen festzustellen, welche einem derartigen differenten Verhalten zu Grunde liegen. Aber man hat noch nicht einmal damit begonnen, der Lösung dieser schwierigen Aufgabe auf experimentellem Wege näher zu treten, und vor der Hand kann es sich allein darum handeln, die Eigenschaften sowie das Verhalten der todten Eiweissmoleküle im Sinne der modernen Chemie ins Auge zu fassen.

Die Proteïnstoffe enthalten sämmtlich Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel, und zwar ist der prozentische Gehalt der einzelnen Eiweisskörper an den genannten Elementen ein ziemlich gleicher. Die Proteïnstoffe sind nicht flüchtig, ihre Reaction ist weder eine saure noch eine alkalische.

Concentrirte Salpetersäure färbt die Proteïnstoffe beim Erhitzen gelb. Jod färbt die Proteïnstoffe ebenfalls gelb, und dieses Verhalten, insbesondere aber das andere, dass die Eiweisskörper sich in Contact mit alkalischer Kupferoxydlösung violett färben, wird vielfach zur mikrochemischen Nachweisung der in Rede stehenden Verbindungen in den Pflanzenzellen benutzt.

Alle Proteïnstoffe sind fäulnissfähig, d. h. sie werden in Contact mit niederen Organismen (Schizomyceten), und zwar in Folge der Lebensthätigkeit dieser merk-

würdigen Pilze, unter Bildung von flüchtigen Fettsäuren, Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Schwefelwasserstoff etc. zersetzt.

Bei der Behandlung mit Brom und Wasser liefern die Proteïnstoffe neben Kohlensäure: Bromanil, Tribromamidobenzoesäure, Bromoform, Bromessigsäure, Asparaginsäure, Ammoniak etc. Nach HLASIWETZ und HABERMANN[1]) geben die Eiweissstoffe bei der Behandlung mit Salzsäure und Zinnchlorür Glutaminsäure, Asparaginsäure, Leucin, Tyrosin und Ammoniak als alleinige (?) Zersetzungsprodukte.

Die Proteïnstoffe der Pflanzen kann man in drei Hauptgruppen bringen: Albuminstoffe, Pflanzencaseïne und Kleberproteïnstoffe[2]).

Die wichtigste Eigenschaft der Albuminstoffe besteht darin, dass dieselben in Berührung mit Wasser eine klare Lösung liefern, die das Gelöste beim Erhitzen für sich oder nach Zusatz weniger Tropfen Salpetersäure in Form eines flockigen Niederschlages fallen lässt. Die abgeschiedene Substanz ist in höchst verdünnter Kalilauge sowie in Säuren unlöslich. Das Albumin kommt namentlich in den in Lebensthätigkeit begriffenen Zellen vor; aber es enthalten ebenso z. B. viele Samen Albumin, indessen in nur geringen Mengen. Erhitzt man Pflanzensäfte oder wässerige Samenextracte, so scheidet sich das Albumin als ein Coagulum ab.

Zu den Pflanzencaseïnen rechnet man das Legumin, das Conglutin und das Gluten-Caseïn. Diese Substanzen lösen sich in reinem Zustande gar nicht oder nur in sehr geringen Mengen in Wasser auf. Dagegen werden sie von verdünnter Kalilauge sowie von Lösungen phosphorsaurer Salze in reichlichen Quantitäten aufgenommen. Die Pflanzencaseïne werden aus ihren Lösungen auf Zusatz geringer Säuremengen und durch Kali in Form flockiger Massen abgeschieden. Leguminreich sind insbesondere die Samen der Erbsen, Bohnen, Wicken, Linsen. Die Haferfrüchte enthalten wenig Legumin. Das Conglutin ist als ein Hauptbestandtheil der Lupinen- sowie Mandelsamen anzusehen, während das Gluten-Caseïn zumal in den Früchten der Gräser aufgespeichert ist.

Zu der dritten grossen Gruppe der pflanzlichen Eiweisskörper, den Kleberproteïnstoffen, rechnet man das Gluten-Fibrin, das Gliadin oder den Pflanzenleim und das Mucedin. Diese Substanzen bilden im frischen, wasserhaltigen Zustande mehr oder minder zähe, schleimige Massen; sie sind theilweise etwas löslich in Wasser, werden aber leicht von Alkohol und angesäuertem Wasser aufgenommen. Die Kleberproteïnstoffe sind, so weit wir heute unterrichtet, sämmtlich als wesentliche Bestandtheile der plasmatischen Gebilde der Gramineenfrüchte anzusehen.

b) Allgemeines Verhalten der Proteïnstoffe. Die verschiedenen hier erwähnten Proteïnstoffe scheinen in den lebenden Zellen leicht in einander übergehen zu können, ein Verhältniss, welches sich namentlich bei dem Prozesse des Reifens der Samen sowie bei der Keimung derselben in auffälligster Weise constatiren lässt. Es ist bereits hervorgehoben worden, dass die lebensthätigen Zellen der Pflanzen insbesondere reich an Albuminstoffen sind, während der Albumingehalt solcher Zellen, die in den Ruhezustand übergegangen sind, häufig ein nur geringer ist. Wenn die Samen reifen, so liefern die in der Pflanze ursprünglich vorhandenen albuminreichen und lebensthätigen plasmatischen Gebilde das Material zur Entstehung der mehr protoplasmatischen

---

[1]) Vergl. HLASIWETZ und HABERMANN, Journal f. prakt. Chem. Neue Folge. Bd. 7. pag. 397.

[2]) Vergl. über das Folgende namentlich bei RITTHAUSEN, Die Eiweissstoffe d. Getreidearten etc. Bonn, 1872.

Grundmasse der Zellen des Embryo und der Reservestoffbehälter, in welchen die Proteïnkörner mit ihren Einschlüssen ruhen. Ebenso unterliegt es keinem Zweifel, dass sich die Proteïnstoffe der Krystalloide sowie der Hüllmasse der Proteïnkörner der Samen auf Kosten solcher Eiweisskörper bilden, die zunächst den lebensthätigen Zellen angehörten, und da nun die Proteïnsubstanzen der reifen Samen in vielen Fällen von ganz anderer Natur wie diejenigen der noch in Lebensthätigkeit begriffenen Plasmamassen sind, so muss geschlossen werden, dass ein Eiweisskörper das Material zur Bildung eines anderen zu liefern im Stande ist. Zu dem nämlichen Resultate gelangt man, wenn man das Verhalten der plasmatischen Gebilde der Samen bei der Keimung näher ins Auge fasst.

Es unterliegt z. B. nach den Untersuchungsresultaten von E. SCHULZE und UMLAUFT[1]) keinem Zweifel mehr, dass bei der Keimung der Lupinen das in den Cotyledonen des Embryo in reichlicher Menge vorhandene Conglutin das Material zur Bildung von Albumin liefert. Bei mikroskopischer Beobachtung der keimenden Samen überhaupt, zeigt sich, dass die Proteïnkörner in Folge des Quellungsprozesses erhebliche Veränderungen erleiden und sich mit der Grundmasse mischen. Bei *Lupinus luteus* nehmen die Proteïnkörner sehr bald nach Beginn der Quellung eine zähflüssige Beschaffenheit an. Dabei schmelzen sie gleichsam von aussen ab, oder ihre Auflösung macht sich zunächst im Innern bemerkbar[2]). Zu gleicher Zeit mit diesen Vorgängen nimmt auch der in den Zellen der ruhenden Samen im ausgetrockneten Zustande vorhandene Protoplasmaleib seine normale Beschaffenheit wieder an. Ebenso werden die Globoide der Proteïnkörner aufgelöst, und wenn in einer Samenspecies Krystalloide vorhanden sind, so mischt sich die Substanz derselben ebenfalls mit derjenigen der protoplasmatischen Grundmasse.

Es ist selbstverständlich, dass die Substanz der protoplasmatischen Gebilde der keimenden Samen nicht in denjenigen Zellen, in denen sie sich ursprünglich befindet, verweilt. Vielmehr findet dieselbe zur Bildung neuer Zellen des sich entwickelnden Embryo Verwendung. Diejenigen Beobachter, welche sich mit den hier in Rede stehenden Verhältnissen beschäftigt haben, stimmen sämmtlich darin überein, dass die plasmatischen Massen bei der Keimung der Samen mehr und mehr aus den Zellen der Reservestoffbehälter verschwinden, um den in lebhafter Zelltheilung begriffenen Regionen der sich entwickelnden Pflanzen in dem Masse zugeführt zu werden, wie die Evolution des Embryo fortschreitet.[3]) Die stickstoffreichen Substanzen, welche ursprünglich in den Zellen der Reservestoffbehälter vorhanden waren, liefern also das Material zur Bildung des Protoplasmaleibes der neu entstehenden Zellen. Ebenso werden sie zur Bildung der Zellkerne sowie der plasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörner der jungen Zellen verbraucht[4]), und wenn die Keimpflanzen keine Gelegenheit haben, neue lebendige Eiweissmoleküle auf Kosten von stickstofffreien organischen Substanzen und Salpetersäure oder Ammoniak zu erzeugen, so müssen die sämmtlichen plasmatischen Gebilde der Zellen des Embryo auf Kosten der einmal vorhandenen Eiweisskörper entstehen. Unter solchen Umständen kann die Entwickelung der

[1]) Vergl. E. SCHULZE und UMLAUFT, Landwirthsch. Jahrbücher. B. 5. pag. 821.

[2]) Vergl. PFEFFER, PRINGSHEIMS Jahrbücher f. wissensch. Botanik. B. 8. pag. 525.

[3]) Vergl. namentlich die bekannten Abhandlungen von SACHS über die Keimung der Samen. Botan. Zeitung 1859—63.

[4]) Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Pflanzenzellen vergl. man die Angaben von SACHS (Experimentalphysiologie d. Pflanzen, pag. 315); HABERLANDT (botan. Zeitung. 1877, pag. 362) und MIKOSCH (botan. Zeitung, 1878, pag. 516).

Pflanzen selbstverständlich nur eine beschränkte sein. Wenn die Keimpflanzen oder die Gewächse überhaupt dagegen normalen Lebensbedingungen ausgesetzt werden, d. h. wenn ihnen Gelegenheit zur Aufnahme oder zur Erzeugung stickstofffreier sowie stickstoffhaltiger organischer Stoffe geboten wird, so erfolgt in der Regel die Bildung unzählig vieler Zellen und die plasmatischen Gebilde derselben gehen, nachdem die etwa vorhandenen Reservestoffe verbraucht sind, unmittelbar aus den neu producirten lebendigen Eiweissmolekülen hervor.

§ 54. Das Pflanzenpepsin und die Peptone. — Vor einigen Jahren ist von GORUP-BESANEZ[1]) die interessante Entdeckung gemacht worden, dass manche Samen (Wicken, Leinsamen etc.) sowie Keimpflanzen (Gerstenkeimpflanzen) ein stickstoff- und schwefelhaltiges Ferment führen, welches mit dem Pepsin des thierischen Organismus die grösste Aehnlichkeit besitzt und als Pflanzenpepsin bezeichnet werden kann. Uebrigens hat man das Vorhandensein des in Rede stehenden Fermentes ebenfalls in den Secreten der Drüsen der fleischverdauenden Pflanzen (z. B. der *Nepenthes* — sowie *Drosera*arten etc.) nachgewiesen. Das Pflanzenpepsin ist, wie das Pepsin des thierischen Organismus, im Stande, bei Gegenwart von Säuren peptonisirend auf Proteïnstoffe einzuwirken. Die Reserveproteïnstoffe der Samen oder die mit den Secreten fleischverdauender Gewächse in Berührung gelangenden Eiweisssubstanzen erfahren in Folge dessen eine Umwandlung in leicht lösliche und, was insbesondere von Wichtigkeit ist, relativ erhebliche Diffusionsfähigkeit besitzende Substanzen (Peptone), welche in den Geweben der sich entwickelnden Gewächse translocirt und verarbeitet werden können. Die Peptone entstehen aus Eiweissstoffen unter Vermittlung des Pepsins höchst wahrscheinlich in Folge eines Prozesses der Stoffmetamorphose durch Wasseraufnahme und können unzweifelhaft zur Neubildung von Proteïnsubstanzen Verwendung finden.[2])

§ 55. Anderweitige stickstoffhaltige Verbindungen. Neben den genannten Körpern begegnet man in den Pflanzen noch einer grossen Reihe stickstoffhaltiger Substanzen. Sieht man von den in den nächsten Paragraphen eingehender zu besprechende Säureamiden sowie Amidosäuren ab, so ist zu bemerken, dass wir über die physiologischen Funktionen dieser Verbindungen höchst mangelhaft orientirt sind. Die sehr häufig in bestimmten Pflanzenspecies vorkommenden stickstoffhaltigen Glycoside, wie Amygdalin und Myronsäure etc. unterliegen wahrscheinlich in den Zellen unter Vermittelung von Fermenten, Spaltungsprozessen, und als Produkte derselben ist unter anderem Traubenzucker anzusehen. Dieser Zucker kann wie derjenige, welcher ganz allgemein auf anderem Wege in den Gewächsen gebildet wird, als plastisches Material Verwendung finden. Verschiedene giftige oder übelschmeckende, resp. -riechende Stickstoffverbindungen der Pflanzen mögen denselben auch wol als Schutzmittel thierischen Feinden gegenüber dienen.

Ich bin der Ansicht, dass die erwähnten Stickstoffverbindungen sowie viele anderweitige Körper (z. B. Nicotin, Coffein, Strychnin, Brucin, Veratrin etc. etc.) neben den sehr wichtigen Säureamiden und Amidosäuren sowie stickstofffreien Stoffen als Nebenprodukte des Stoffwechsels in Folge der in den Zellen der Pflanzen unter allen Umständen zur Geltung kommenden Dissociation der lebendigen Eiweissmoleküle entstehen. Die Frage, weshalb in bestimmten Pflanzen-

[1]) Vergl. GORUP-BESANEZ, Berichte d. deutschen chem. Gesellschaft 1875, pag. 1510 und neues Repertorium f. Pharmacie, 1875. Bd. 24. pag. 44.

[2]) Vergl. MALY, PFLÜGER's Archiv. Bd. 9. pag. 585.

species gerade bestimmte stickstoffhaltige Körper gebildet werden, kann man wol nur beantworten, wenn man an der von mir geltend gemachten Anschauung festhält, dass die Lebenseinheiten verschiedener Gewächse einander nicht völlig gleichen und deshalb auch nicht genau dieselben Zersetzungsprodukte liefern.

§ 56. Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren in den Pflanzenzellen. — a. Allgemeines. Es ist bereits angedeutet worden — und ich komme darauf noch in einem besonderen Kapitel spezieller zurück — dass die plastischen Stoffe, wenn sie irgend eine Verwendung im pflanzlichen Organismus erfahren sollen, zunächst sehr häufig translocirt werden müssen. Die Proteïnstoffe sind nun, wie mit Bestimmtheit nachgewiesen werden kann, nicht im Stande, aus einer geschlossenen Pflanzenzelle in eine andere überzugehen, da ihnen die Fähigkeit nicht zukommt, die Cellulosemembran sowie die Hautschicht des Plasma passiren zu können. Die Wanderung stickstoffhaltiger Verbindungen in den aus geschlossenen Zellen bestehenden Pflanzengeweben muss also unter Vermittlung anderer Körper als der Eiweisssubstanzen geschehen, und es lässt sich nachweisen, dass die Säureamide sowie Amidosäuren in der hier in Rede stehenden Beziehung eine überaus wichtige Rolle zu spielen berufen sind.

Nach der bereits etwas spezieller begründeten Dissociationshypothese entstehen die Säureamide sowie Amidosäuren neben stickstofffreien Atomgruppen in Folge der Zersetzung der Lebenseinheiten des Plasma, und ich will dem früher Erwähnten hier noch hinzufügen, dass dieser Dissociationsprozess nur in seltenen Fällen mit einer Bildung freien Stickstoffs oder stickstoffreicher anorganischer Verbindungen verbunden zu sein scheint. Wenn sich die Lebenseinheiten der Bakterien unter Hervorrufung der Fäulnisserscheinungen zersetzen, so ist damit allerdings die Bildung von freiem Stickstoff und Ammoniak verbunden, aber im Organismus der höheren Pflanzen machen sich derartige Phänomene, soweit wir darüber orientirt sind, niemals geltend. Man hat namentlich mit Sicherheit nachgewiesen, dass der Stickstoffgehalt der Samen bei normaler Keimung derselben keine Veränderungen erleidet, so dass also die Keimpflanzen selbst nach wochenlanger Vegetation, wenn ihnen keine Gelegenheit geboten wird, Stickstoffverbindungen von aussen aufzunehmen, die nämlichen Stickstoffmengen enthalten, die ursprünglich in den ruhenden Samen vorhanden waren.[1]) Die Richtigkeit der Angaben von BORSCOW, wonach höhere Pilze bei ihrer Vegetation Ammoniak entwickeln sollen, wird von WOLF und ZIMMERMANN[2]) bestritten.

b) Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren in den Keimpflanzen. — 1. Das Asparagin. (Amidobernsteinsäureamid). Während es bis jetzt nur gelungen ist, das Vorhandensein des Asparagins in keinem andern Samen als dem Mandelsamen zu constatiren, hat man in vielen Keimpflanzen mehr oder minder grosse Quantitäten dieses Säureamides aufgefunden. Namentlich sind die Keimpflanzen der Papilionaceen (z. B. der Lupinen-, Bohnen-, Erbsen- und Kleekeimlinge) reich an Asparagin. Aber ebenso ist die Gegenwart dieses Körpers in den Keimpflanzen von *Zea Mays*, *Tropaeolum majus*, *Solanum tuberosum*, *Silybum marianum* etc. leicht zu constatiren. Der Asparagingehalt der Keimpflanzen ist oft ein sehr bedeutender. So fanden SCHULZE und UMLAUFT[3]) z. B. dass die Trockensubstanz 12 Tage alter, im Finstern erwachsener

[1]) Vergl. DETMER, Vergleichende Physiologie d. Keimungsprozesses etc. 1880. pag. 13?.
[2]) Vergl. WOLF u. ZIMMERMANN, Botan. Zeitung. 1871. No. 18 u. 19.
[3]) Vergl. E. SCHULTZE u. UMLAUFT Landwirtsch. Jahrbücher. Bd. 5. pag. 849.

Lupinenkeimpflanzen zu etwa 20% aus wasserfreiem Asparagin bestand. Andere Keimlinge sind asparaginarm.[1])

Für die Physiologie musste es selbstverständlich von grosser Bedeutung sein, ein Mittel zu besitzen, mit Hülfe dessen man in den Stand gesetzt wurde, das Asparagin auf mikrochemischem Wege in den Pflanzenzellen nachzuweisen. Das Asparagin ist bekanntlich unlöslich in Alkohol, und es scheidet sich das Säureamid daher, wenn jene Flüssigkeit mit asparaginhaltigen Pflanzenzellen in Contact geräth, in Krystallen von charakteristischer Gestalt ab. Dies Verhalten der in Rede stehenden Substanz hat vor allen Dingen PFEFFER bei seinen eingehenden Studien über die Entstehung und die physiologische Function des Asparagins in Keimpflanzen in Anwendung gebracht[2]).

In den Keimpflanzen der Lupinen ist die Gegenwart des Asparagins von PFEFFER constatirt worden, wenn die Wurzel des Embryo 12, das hypocotyle Glied etwa 2 Millim. Länge erreicht hatten. Diese Organe sowie die unteren Theile der Stiele der Cotyledonen enthalten jetzt bereits ziemlich viel Asparagin, und mit fortschreitender Evolution des Embryo wächst auch der Gehalt der Keimblätter an dem Säureamid. Während der ersten Entwicklungsstadien des epicotylen Stammgliedes sowie der beiden ersten Laubblätter enthalten diese Organe, mögen sich die Untersuchungsobjecte im Finstern oder bei Lichtzutritt ausgebildet haben, stets Asparagin; später dagegen verschwindet dieser Körper aus den Zellen solcher Pflanzen, die dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt bleiben, vollkommen, während Lupinenkeimlinge, die bis zu ihrem Tode im Dunkeln verharren, selbst zur Zeit des Absterbens noch sehr asparaginreich sind. Ganz ähnlich wie bei *Lupinus* verhält sich das Asparagin bei der Keimung der Samen von *Trifolium*, *Pisum* etc., obgleich die in diesen Fällen nachweisbaren Mengen des Säureamides nicht so bedeutende sind wie im speziell erwähnten Falle. Die Keimpflanzen von *Tropaeolum majus* enthalten hingegen nur während der ersten Entwicklungsstadien Asparagin; später verschwindet diese Substanz völlig, mögen sich die Pflanzen im Finstern oder bei Lichtzutritt weiter ausbilden. Die quantitativ-chemischen Arbeiten, welche von SACHSSE, E. SCHULZE und mir zur Feststellung des Verhaltens des Asparagins in Keimpflanzen vorgenommen worden sind, haben im Allgemeinen zu ganz ähnlichen Resultaten wie die erwähnten mikroskopischen Untersuchungen geführt.

2. Glutamin (Amidopyroweinsäureamid). Das Glutamin wird in den Keimpflanzen häufig neben dem Asparagin sowie einigen noch zu erwähnenden Verbindungen in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma gebildet. Man hat z. B. ziemlich erhebliche Glutaminquantitäten neben wenig Asparagin in den Kürbiskeimlingen nachgewiesen. Ebenso enthalten Wicken- und wahrscheinlich auch Lupinenkeimlinge Glutamin.[3])

3. Leucin (Amidocapronsäure). Diese Amidosäure ist in den Wickenkeimpflanzen nachgewiesen worden.

---

[1]) Die Ursachen, welche den hier erwähnten Phänomenen zu Grunde liegen, sowie die Ursachen mancher anderer Erscheinungen, welche noch berührt werden sollen, können erst im folgenden Paragraphen spezieller beleuchtet werden.

[2]) Vergl. PFEFFER, PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. 8. S. 530.

[3]) Die Untersuchungen über das Vorkommen des Glutamins, Leucins und Tyrosins in Keimpflanzen sind namentlich von GORUP-BESANEZ sowie E. SCHULZE u. A. ausgeführt worden. Man vergl. darüber meine Keimungsphysiologie. 1880. S. 180.

4. Tyrosin (Aethylamidoparaoxybenzoesäure). Die Gegenwart des Tyrosins ist in Wicken- und Kürbiskeimpflanzen constatirt worden.

c. Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren im Organismus entwickelterer Pflanzen. — Während man noch vor wenigen Jahren ganz allgemein annahm, dass Säureamide und Amidosäuren, zumal Asparagin, allein bei der Keimung auftreten, ist neuerdings mit aller Bestimmtheit der Nachweis geliefert worden, dass jene Substanzen in allen Pflanzenzellen und auf jedem Stadium der Entwicklung der Gewächse aus den plasmatischen Gebilden hervorgehen müssen, obgleich es in Folge secundärer Momente nicht immer gelingt, das Vorhandensein der Amidverbindungen direkt zu constatiren. Diese Verhältnisse sind von fundamentalem physiologischem Interesse, weil sie nothwendig zu der Annahme zwingen, dass die Stoffwechselprozesse in allen Pflanzenzellen bis zu einem gewissen Grade einen analogen Charakter tragen, und während ich mich im nächsten Paragraphen über die Anschauungen, zu denen man bezüglich des Verhaltens der Säureamide sowie Amidosäuren in den Pflanzenzellen gelangt ist, aussprechen werde, kommt es vorerst allein darauf an, gewisse Thatsachen, mit denen wir uns vertraut machen müssen, zu constatiren.

Es ist namentlich das Verdienst von Borodin[1]), auf das sehr allgemeine Vorkommen des Asparagins, um diesen Körper zunächst ins Auge zu fassen, hingewiesen zu haben. So fand Borodin reichliche Asparaginmengen in den sich entfaltenden Knospen abgeschnittener Zweige von *Tilia parvifolia*, *Syringa vulgaris*, *Spiraea sorbifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus racaemosa* etc., die während des Winters im Zimmer verweilten. Wurden die im Freien treibenden Knospen verschiedener Pflanzen untersucht, so ergaben sich z. B. die folgenden Resultate:

Die sich entfaltenden Knospen verschiedener Pflanzen (*Syringa vulgaris*, *Sorbus aucuparia*, *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* etc.) enthielten unter normalen Bedingungen niemals nachweisbare Asparaginmengen. Ferner existiren Pflanzen (*Populus tremula*, *Quercus pedunculata*, *Prunus Padus* etc.), deren Knospenentfaltung im Freien von sehr schwacher Asparaginanhäufung begleitet ist. In einigen Pflanzen (*Spiraea sorbifolia*, *Ulmus effusa* etc.) tritt Asparagin normal, freilich nur temporär in bedeutenden Quantitäten auf.

Borodin hat das Vorhandensein des Asparagins ebenso in den Zellen der unter normalen Bedingungen sich entfaltenden Blüthen- sowie in den Fruchtständen von *Prunus Padus* nachweisen können. Die Blüthenknospen von *Lupinus varius* enthalten ebenso normalerweise Asparagin. In den grünen Schoten von *Vicia Faba* tritt derselbe Körper neben Tyrosin normal auf. In allen Pflanzentheilen in denen sich unter gewöhnlichen Lebensbedingungen kein Asparagin anhäuft tritt das Säureamid, wie Borodin mit Bestimmtheit nachgewiesen hat, in reichlichen Quantitäten auf, wenn dieselben einige Zeit in schlecht beleuchteten Räumen verweilt haben.

E. Schulze und Urich[2]) haben in den Zellen der Rüben neben Eiweissstoffen Nitraten, Ammoniak und Betaïn das Vorhandensein von Asparagin sowie Glutamin nachgewiesen. Die Kartoffelknollen enthalten nach E. Schulze und Barbieri[3]) Asparagin sowie Amidosäuren von unbekannter Natur. Kellner[4]) hat nach

[1]) Vergl. Borodin, Botan. Zeitung. 1878. No. 51 u. 52.
[2]) Vergl. E. Schulze und Urich, Versuchsstationen. Bd. 20. pag. 193.
[3]) Vergl. E. Schulze und Barbieri, Versuchsstationen. Bd. 21. pag. 63.
[4]) Vergl. Kellner, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 8. Supplementheft. pag. 243.

gewiesen, dass sehr verschiedene Pflanzen vor oder während der Blüthezeit Amidverbindungen (Säureamide sowie Amidosäuren) enthalten.

§ 57. Die Proteïnstoffregeneration. Die Erfahrung hat gelehrt, dass die Abwesenheit des Lichts die Anhäufung von Säureamiden und Amidosäuren in den Pflanzenzellen im Allgemeinen begünstigt. Pflanzentheile, in denen, wenn sich dieselben unter normalen Verhältnissen entwickelt haben, kein Asparagin etc. nachgewiesen werden kann, enthalten reichliche Mengen von Amidosäuren sowie Säureamiden, nachdem sie einige Zeit lang im Dunkeln verweilt haben. Es wäre von vornherein denkbar, dass das Licht als solches die Anhäufung von Säureamiden und Amidosäuren in den Zellen verhindere. Aber eine derartige Anschauung steht nicht mit den bekannten Thatsachen in Einklang, und es ist vor allen Dingen das Verdienst PFEFFER's[1]), die Unhaltbarkeit derselben, zunächst mit Bezug auf das Asparagin, klar dargethan zu haben. Der genannte Forscher cultivirte Lupinenpflanzen bei Zutritt des Lichtes in einer kohlensäurefreien Atmosphäre. Unter solchen Umständen wurden Pflanzen gewonnen, die in ihren grünen Organen reichliche Asparaginmengen enthielten, und man sieht also, dass das Licht als solches die Entstehung des Säureamides nicht zu unterdrücken im Stande ist Daher muss die Thatsache, dass sich das Asparagin oder die Amidverbindungen überhaupt im Allgemeinen nur in solchen Pflanzenzellen, die dem Einfluss des Lichts entzogen sind, in besonders erheblichen Mengen anhäufen, auf andere Weise erklärt werden.

Die neueren Beobachtungen über das Verhalten der Säureamide sowie Amidosäuren haben zu dem wichtigen Resultate geführt, dass jene Körper nur dann in reichlichen Quantitäten in den Pflanzenzellen nachgewiesen werden können, wenn dieselben arm an gewissen stickstofffreien Substanzen sind, während die Gegenwart dieser letzteren, die Ansammlung der Amidverbindungen in den Zellen verhindert. Dieses Ergebniss berechtigt unzweifelhaft zu der Schlussfolgerung, dass jene stickstofffreien Körper im Stande sind, sich mit Säureamiden sowie Amidosäuren zur Bildung von Proteïnstoffen zu vereinigen, und wenn man an dieser Anschauung festhält, so finden die mannigfaltigsten Erscheinungen im Leben der Pflanzen eine höchst einfache, ungezwungene und durchaus befriedigende Erklärung.

Wir dürfen, wie früher auseinandergesetzt worden ist, annehmen, dass die Lebenseinheiten des Plasma unter allen Umständen (bei Abwesenheit sowie bei Zutritt des Lichtes, bei Gegenwart oder Mangel von Kohlensäure in der die Pflanzen umgebenden Atmosphäre) in stickstoffhaltige Verbindungen (zumal Säureamide und Amidosäuren) sowie in stickstofffreie Atomgruppen zerfallen. Diese letzteren unterliegen bei Gegenwart des Sauerstoffs einer theilweisen Oxydation, als deren Produkte namentlich Kohlensäure und Wasser entstehen. Die stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten verhalten sich aber je nach Umständen sehr verschiedenartig. Sie müssen sich in den Pflanzenzellen anhäufen, wenn dieselben arm an solchen stickstofffreien Körpern sind, die für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration Verwendung finden können; dagegen muss die Proteïnstoffregeneration (und damit das Verschwinden der Säureamide und Amidosäuren) eintreten, wenn es nicht an geeigneten stickstofffreien Substanzen mangelt.

Keimpflanzen, die, wie z. B. die Lupinenkeimlinge, relativ arm an stickstoff-

[1]) Vergl. PFEFFER, Botan. Zeitung. 1874. pag. 251.

freien Verbindungen sind, müssen, wenn sie sich im Dunkeln entwickeln, in kurzer Zeit sehr reich an Säureamiden und Amidosäuren werden, eine Anschauung, die in vollkommenem Einklange mit der Erfahrung steht. Wenn sich Lupinenpflanzen, die zunächst noch viel Asparagin etc. enthalten, bei Zutritt des Lichtes weiter entwickeln, so verschwinden die Säureamide sowie Amidosäuren schliesslich mehr oder weniger vollständig aus den Zellen, weil in Folge des Assimilationsprozesses stickstofffreies, für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration verwendbares Material erzeugt wird.

Die Erbsen- und Bohnenkeimpflanzen etc. sind, selbst wenn sie sich im Dunkeln ausbilden, während der ersten Stadien ihrer Entwicklung arm an Säureamiden und Amidosäuren, weil erhebliche Mengen stickstofffreier Reservestoffe, die das Material zur Porteïnstoffregeneration liefern, vorhanden sind. Bei längerer Vegetation der Erbsen oder Bohnenkeimlinge im Dunkeln sammeln sich natürlich beträchtliche Quantitäten der stickstoffhaltigen Dissociationsproducte der Lebenseinheiten des Plasma in den Zellen an.

Wenn, wie Borodin gezeigt hat, die treibenden Knospen vieler Pflanzen kein Asparagin enthalten, so erklärt sich diese Erscheinung unter Berücksichtigung des Umstandes, dass den Zellen unter normalen Verhältnissen in Folge des Assimilationsprozesses meistens hinreichende Mengen solcher stickstofffreier Körper zugeführt werden, welche sich mit der Gesammtmenge des vorhandenen Säureamids zur Bildung von Eiweissstoffen vereinigen können. Dunkelheit oder Abwesenheit von Kohlensäure in der Luft muss, da der Assimilationsprozess unter solchen Umständen nicht normal zur Geltung kommt, eine Anhäufung von Asparagin und anderweitigen Stickstoffverbindungen in den Pflanzenzellen herbeiführen.

Nach alledem sind wir keineswegs berechtigt zu behaupten, dass die Bildung von Amidosäuren und Säureamiden in solchen Zellen, in denen man das Vorhandensein dieser Körper nicht unmittelbar nachweisen kann, nicht stattfindet. Das Phänomen der Entstehung jener stickstoffhaltigen Körper entzieht sich vielmehr unter normalen Vegetationsbedingungen nur deshalb meistens der directen Beobachtung, weil die erwähnten Dissociationsproducte der Lebenseinheiten des Plasma sofort nach ihrer Entstehung wieder zur Proteïnstoffregeneration Verwendung finden. Wenn die Bildung von Säureamiden oder Amidosäuren übrigens sehr energisch zur Geltung kommt, und wenn nicht hinreichende Mengen des für die Proteïnstoffneubildung geeigneten stickstofffreien Materials in den Zellen vorhanden sind, so kann es selbst in Pflanzentheilen, die sich unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen entwickeln, zu einer Anhäufung der stickstoffhaltigen Dissociationsproducte der Lebenseinheiten des Plasma kommen. Vor allen Dingen macht sich diese Erscheinung aber geltend, wenn die Pflanzen bei Zutritt des Lichtes in einer kohlensäurefreien Atmosphäre oder im Dunkeln verweilen.

Schliesslich ist es nicht ohne Interesse, die Frage zu berühren, welcher Natur jene stickstofffreie Substanz sein mag, die im Stande ist, sich mit Säureamiden oder Amidosäuren zu Proteïnstoffen zu vereinigen. Es lässt sich von vornherein behaupten, dass Amylum sowie Rohrzucker nicht die Fähigkeit besitzen, die Eiweissregeneration herbeizuführen, denn die rohrzuckerreichen Rüben und die stärkereichen Kartoffelknollen enthalten, wie bereits oben angeführt worden ist, sehr erhebliche Quantitäten von Amidverbindungen. Dagegen ist sowol vom rein chemischen als auch vom physiologischen Standpunkte aus die Ansicht gewiss als eine berechtigte anzusehen, dass die Glycose sich mit Säureamiden und Amidosäuren zur Proteïnstoffneubildung vereinigen kann. Ich selbst sowie

andere Beobachter haben daher auch constatiren können, dass Zellen, die z. B. viel Asparagin führen, glycosearm sind, während in Pflanzenzellen umgekehrt bei einem reichlichen Glycosegehalte derselben gar keine oder geringe Asparaginmengen nachgewiesen werden können[1]).

Drittes Kapitel.

Der Athmungsprozess der Pflanzen.

§ 58. Die normale Athmung. — a) Allgemeines. Es existiren, wie im folgenden Paragraphen gezeigt werden soll, allerdings einige Pflanzen (Pilze), welche sogar bei völliger Abwesenheit des freien Sauerstoffs wachsen können. Die meisten Pflanzen sind dagegen als vollkommene Aërobien anzusehen; sie gehen alsbald zu Grunde, wenn sie dem Einflusse der Luft entzogen werden, denn unter solchen Umständen können weder die Stoffe gebildet, noch die Kräfte in Freiheit gesetzt werden, deren die Zellen zur normalen Entwicklung absolut nothwendig bedürfen. Alle lebensthätigen Pflanzenzellen (die Zellen der Pilze, der Wurzeln, Laubblätter, Blüthen, Früchte höherer Pflanzen etc.) nehmen in Berührung mit der Luft stets Sauerstoff auf und erzeugen dafür Kohlensäure sowie Wasser. Todte Pflanzentheile unterhalten keine normale Athmung oder überhaupt keine Athmung, und wenn sie geringe Kohlensäuremengen abgeben, so sind dieselben nur als Produkte von Verwesungs-, Vermoderungs- oder Fäulnissprozessen anzusehen.

Bisher nahm man an, dass der atmosphärische Sauerstoff unmittelbar zersetzend auf die stickstofffreien Bestandtheile der Pflanzen (Amylum, Zuckerarten, Inulin, Fette etc.) einwirke. Die Dissociationshypothese führt zu einer anderen Auffassung der Verhältnisse. Man muss sich vorstellen, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten des Plasma dasjenige Material repräsentiren, welches direkt verathmet wird, und jene soeben erwähnten stickstofffreien Körper (Amylum, Fette etc.) besitzen nur in sofern eine Bedeutung für den Athmungsprozess, als ihr Vorhandensein die Neubildung lebendiger Eiweissmoleküle und damit den Fortgang der Dissociations- sowie Athmungsprozesse ermöglicht. Wenn, wie im vorigen Paragraphen angegeben ist, die Glycose als diejenige Substanz angesehen werden muss, die im Stande ist, sich mit Säureamiden und Amidosäuren zu Proteïnstoffen zu vereinigen, so unterliegt es wol kaum einem Zweifel, dass auch bei der Dissociation der Lebenseinheiten neben stickstoffhaltigen Körpern eine stickstofffreie Atomgruppe von der Zusammensetzung der Glycose entsteht. Diese stickstofffreie Atomgruppe unterliegt einer theilweisen Oxydation, und ich habe mich in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses eingehender darüber ausgesprochen, dass als Produkte des in Rede stehenden Prozesses namentlich Kohlensäure, Wasser und eine für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Substanz angesehen werden müssen. Der Vorgang kann daher durch die nachstehende Formelgleichung zum Ausdruck gebracht werden:

$$C_6 H_{12} O_6 + 10 O = 5 CO_2 + 5 H_2 O + C H_2 O.$$

Die sich mit der Luft in Berührung befindenden Pflanzentheile liefern also, wenn der Sauerstoff auf die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten des Plasma oxydirend einwirkt, ein Kohlensäurevolumen, welches dem Volumen

[1]) Vergl. DETMER, Keimungsphysiologie. 1880, pag. 194.

der absorbirten Sauerstoffmenge gleich ist; es macht sich in allen Pflanzenzellen unter den bezeichneten Verhältnissen ein Prozess geltend, den man als normale Athmung bezeichnet. Da diese normale Athmung mit einer Kohlensäure- und Wasserbildung auf Kosten organischer Substanz der Pflanzenzellen verbunden ist, so leuchtet von selbst ein, dass der in Rede stehende Vorgang mit einer Verminderung des Trockensubstanzgehaltes der Pflanzentheile verbunden sein muss, und in der That lässt sich auf experimentellem Wege leicht feststellen, dass athmende Pflanzentheile (wenn das Stattfinden des Assimilationsprozesses ausgeschlossen wird) fortschreitend ärmer an Trockensubstanz werden.

Der erste Forscher, welcher sich eingehender mit der normalen Athmung der Pflanzen beschäftigte, ist INGENHOUSZ[1]) gewesen[2]). Später veröffentlichte dann SAUSSURE[3]) die Resultate seiner klassischen Untersuchungen über die Respirationsvorgänge im Organismus der Gewächse. Auf die Arbeiten der genannten Forscher sowie DUTROCHET's und anderer Beobachter über Pflanzenathmung komme ich im Verlaufe meiner Darstellung noch zurück; es sei an dieser Stelle nur noch erwähnt, dass KÜHNE[4]) im Jahre 1864 die Unentbehrlichkeit des Sauerstoffs für das Zustandekommen der Protoplasmabewegung nachwies. Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich die Vorgänge der normalen Athmung der Gewächse etwas spezieller beleuchten.

b) Die Keimpflanzen. Die Samen sind nur im Stande zu keimen, wenn denselben gewisse Quantitäten freien Sauerstoffs zur Disposition stehen[5]). In sauerstofffreien Medien kann das Wachsthum der höheren Pflanzen nicht zur Geltung kommen, und die Evolution des Embryo ist daher unmöglich. Von der Thatsächlichkeit der Sauerstoffabsorption bei der Keimung kann man sich leicht überzeugen, wenn man das Untersuchungsmaterial (gequollene Samen oder Keimpflanzen) mit einer beschränkten Luftmenge über Quecksilber in Berührung bringt. Es zeigt sich dann, dass der Sauerstoff der Luft mehr und mehr verschwindet, während dafür Kohlensäure, wie leicht zu constatiren ist, producirt wird. Das Volumen der erzeugten Kohlensäure ist, wenn man mit amylumreichen Samen experimentirt, dem Volumen der absorbirten Sauerstoffmenge nahezu gleich, während fettreiche Samen aus Gründen, die im folgenden Paragraphen berührt werden sollen, ein viel beträchtlicheres Sauerstoffvolumen aufnehmen[6]). Bei normaler Entwicklung des Embryo wird allein Kohlensäure als gasförmiges Athmungsprodukt erzeugt; andere Gase (etwa Wasserstoff oder Kohlenoxyd etc.) entstehen nicht.

c) Die Pilze. Ich habe häufig beobachtet, dass Pilze nicht unerhebliche

---

1) Vergl. INGENHOUSZ, Versuche mit Pflanzen. 1786—1788.

2) Uebrigens will ich hier bemerken, was wenig bekannt zu sein scheint, dass bereits MAYOW etwa 100 Jahre vor INGENHOUSZ mit der Thatsache der Unentbehrlichkeit der Luft für das Gedeihen der höheren Gewächse vertraut war. Vergl. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. B. 4. pag. 141.

3) Vergl. SAUSSURE, Chem. Untersuchungen über die Vegetation. Deutsch. v. VOIGT. 1805 pag. 1 u. 54.

4) Vergl. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma. 1864. pag. 88.

5) Es ist häufig die Ansicht ausgesprochen worden, dass keimende Samen auch im Stande seien, den Sauerstoff des Stickstoffoxyduls für die Zwecke der Athmung zu verwerthen. Meiner Meinung nach reichen die bekannten Thatsachen zur Begründung einer derartigen Anschauung noch nicht hin. Vergl. übrigens meine Keimungsphysiologie, pag. 220.

6) Vergl. namentlich SAUSSURE, FRORIEP's Notizen. 1842. B. 24. No. 16. pag. 243.

Kohlensäuremengen erzeugen, und zwar ist die Menge der von diesen Pflanzen producirten Kohlensäure nach meinen allerdings noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen gleich gross, mögen die Untersuchungsobjecte, unter sonst gleichen Umständen, dem Licht ausgesetzt sein oder im Dunkeln verweilen. In Contact mit hinreichend grossen Luftmengen absorbiren die Pilze eine Sauerstoffmenge, deren Volumen dem Volumen der exspirirten Kohlensäure nahezu gleich ist.

d) Die Blüthen. Nach den sorgfältigen Untersuchungen SAUSSURE's[1]) über die Athmung der Blüthen absorbiren die Geschlechtsorgane mehr Sauerstoff aus der Luft und hauchen mehr Kohlensäure aus als die übrigen Blüthentheile. Männliche Blüthen oder Blüthentheile athmen nach SAUSSURE bei gleichem Volumen stets lebhafter als weibliche. Die Athmungsintensität der Blüthen (bezogen auf die Volumen- oder Gewichtseinheit) ist in der Zeiteinheit und unter denselben Umständen grösser als die Athmungsintensität einer entsprechenden Quantität von Laubblättern derselben Pflanze, selbst wenn diese letzteren im Finstern verweilen. Das Kohlensäurevolumen, welches Blüthen aushauchen, ist dem absorbirten Sauerstoffvolumen nahezu gleich.

e) Die chlorophyllhaltigen Pflanzentheile. Dass grüne Pflanzentheile eine ziemlich lebhafte Athmung unterhalten, lässt sich leicht zeigen, wenn man z. B. Blätter im Finstern mit einer durch Quecksilber abgesperrten Luftmenge in Berührung bringt. Die gewöhnlichen, dünnen Laubblätter der Gewächse scheiden eine Kohlensäuremenge ab, deren Volumen demjenigen der absorbirten Sauerstoffquantität nahezu gleicht. Sehr eigenthümlich verhalten sich unter den bezeichneten Umständen, wie SAUSSURE durch mustergültige Versuche gezeigt hat, die dicken, fleischigen Blätter von *Sempervivum*, *Agave* etc. sowie die Stammglieder der Opuntien. In Berührung mit einer beschränkten Luftmenge vermindern diese letzteren das Volumen der Luft zunächst beträchtlich. Sie nehmen Sauerstoff auf, scheiden dafür aber keine Kohlensäure ab. Ist der Versuch einige Zeit lang fortgesetzt worden, so wird allerdings noch immer Sauerstoff absorbirt, aber jetzt macht sich gleichzeitig eine entsprechende Kohlensäureabgabe seitens der Pflanzentheile geltend, und die beschränkte Luftmenge erleidet in Folge dessen keine wesentlichen Volumenveränderungen mehr. Die während der ersten Versuchsperiode im Gewebe der Stammglieder der Opuntien auf Kosten des absorbirten Sauerstoffs gebildete Kohlensäure wird in den Zellen vom Zellsafte durch Absorption, vielleicht auch zum Theil durch chemische Kräfte zurückgehalten, und sie kann daher nicht nach aussen abgegeben werden.

Wenn man die Athmungserscheinungen chlorophyllreicher Pflanzentheile bei Zutritt des Lichts untersucht, so kann das Hauptresultat des Respirationsprozesses (die Kohlensäureproduktion) nicht ungestört beobachtet werden, da die Assimilation neben der Athmung zur Geltung kommt, und mehr oder minder grosse Mengen der durch Athmung erzeugten Kohlensäure sogleich wieder in den grünen Zellen unter Sauerstoffabscheidung zersetzt werden.

GARREAU[2]) hat mit Hülfe einer Methode, der gegenüber sich allerdings verschiedene Bedenken geltend machen lassen, gezeigt, dass grüne Blätter im Finstern relativ viel Kohlensäure abscheiden, weniger in diffusem Licht und noch weniger in direktem Sonnenlicht. Ich glaube, gestützt auf die Resultate meiner

---

[1]) Vergl. SAUSSURE's chem. Untersuchungen etc. und Annal. de chim. et de phys. 1822. T. 21. pag. 279.

[2]) Vergl. GARREAU, Annal. d. sc. nat. 1851. T. 25. pag. 35.

allerdings noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen, annehmen zu dürfen, dass das Licht von keinem direkten Einflusse auf die Kohlensäureproduction der Pflanzenzellen ist. Chlorophyllfreie Pflanzentheile scheinen unter übrigens gleichen Umständen im Licht ebenso viel Kohlensäure wie im Finstern abzuscheiden. Grüne Pflanzentheile verhalten sich nur deshalb anders, weil bei Lichtzutritt in Folge assimilatorischer Thätigkeit des Chlorophylls mehr oder minder grosse Mengen der durch Athmung erzeugten Kohlensäure sofort wieder zersetzt werden. Daher muss die Kohlensäureabscheidung seitens grüner Pflanzentheile im Licht um so geringfügiger ausfallen, je reicher dieselben an Chlorophyll sind.

Die indirekte Bedeutung des Lichtes für die Athmungsintensität grüner Pflanzentheile ist selbstverständlich eine erhebliche, denn das Licht vermittelt ja erst die Bildung des Materials, welches schliesslich für die Zwecke der Athmung Verwendung findet. Werden grüne Pflanzentheile im Finstern auf ihre Athmungsintensität untersucht, so zeigt sich, dass dieselbe alsbald beträchtlich sinkt. Dies ist ganz natürlich, da das durch Assimilation erzeugte stickstofffreie Material, welches zur Regeneration der in Folge des Stoffwechsels zersetzten Lebenseinheiten des Plasma Verwendung findet, bald aufgezehrt sein muss. Werden die grünen Pflanzentheile jetzt einige Zeit lang dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt und dann abermals im Dunkeln auf ihre Athmungsintensität geprüft, so ergiebt sich, dass dieselbe wieder gewachsen ist, weil durch Assimilation neue Quantitäten stickstofffreier organischer Verbindungen gebildet werden konnten, deren Atome zwar nicht unmittelbar, wol aber nach erfolgter Association mit den stickstoffhaltigen Dissociationsprodukten der Lebenseinheiten des Plasma und erneuter Zersetzung der letzteren für die Zwecke der Athmung Verwendung finden.[1])

f) Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Verlauf der normalen Athmung. Ich habe mich auf experimentellem Wege davon überzeugen können, dass der Wassergehalt der Zellen nicht ohne Einfluss auf die Athmungsintensität derselben ist. Wasserreichere Pflanzentheile geben nämlich in der Zeiteinheit und unter gleichen Umständen mehr Kohlensäure als wasserarme ab.

Die Fragen nach den Beziehungen zwischen der Höhe der constant gehaltenen Temperatur und der Sauerstoffaufnahme sowie Kohlensäureabgabe in Folge des Respirationsprozesses, sind noch keineswegs als gelöst zu betrachten. Höhere Temperaturen (bis zu denjenigen, welche die Lebensthätigkeit der Pflanzenzellen vernichten) steigern zwar die Athmungsintensität der Gewächse nach jeder Richtung, aber während WOLKOFF und A. MAYER[2]) aus ihren Untersuchungen den Schluss ziehen, dass eine Proportionalität zwischen der Höhe der constant gehaltenen Temperatur und der Grösse der Sauerstoffabsorption seitens der Pflanzenzellen existire, scheiden sehr verschiedene Pflanzentheile nach den Beobachtungen von DEHÉRAIN, MOISSAN[3]) und PEDERSEN[4]) bei höheren Temperaturen verhaltnissmassig viel mehr Kohlensäure als bei niederen ab. Es müssen ferner

1) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse zumal die Angaben BORODIN's in JUST's botan. Jahresbericht für 1876. pag. 920.

2) Vergl. WOLKOFF und A. MAYER, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 3. pag. 481.

3) Vergl. DEHÉRAIN und MOISSAN, Compt. rend., T. 78, pag. 1112, und MOISSAN, Annal. d. sc. nat., Ser. 6, T. 7, No. 5 und 6.

4) Vergl. PEDERSEN, Mittheilungen aus d. Carlsberger Laboratorium. Kopenhagen 187[illegible] H. 1. pag. 50.

Untersuchungen ausgeführt werden, um die hier kurz berührten interessanten Fragen ihrer Lösung entgegenzuführen.

Mit Bezug auf den Einfluss, den der Sauerstoffgehalt der Luft auf die Kohlensäureproduction athmender Pflanzenzellen ausübt, ist namentlich zu betonen, dass Keimpflanzen nach den Untersuchungen RISCHAWI's [1]) in der Zeiteinheit und unter sonst gleichen Umständen in Berührung mit reinem Sauerstoff ebenso viel Kohlensäure wie in Contact mit gewöhnlicher atmosphärischer Luft produciren. Verweilen Keimpflanzen übrigens längere Zeit in reinem Sauerstoff, so gehen dieselben meistens zu Grunde. Dasselbe tritt ein, wie BERT [2]) feststellen konnte, wenn man die Keimlinge dem Einflusse einer unter höherem Druck stehenden Atmosphäre gewöhnlicher Luft aussetzte, und daraus folgt, dass nicht der Luftdruck an sich, sondern ein hoher Partialdruck des Sauerstoffs schädlich auf die lebensthätigen Zellen einwirkt.

§ 59. Die Vinculationsathmung. — Werden fettreiche Samen (Raps-, Lein-, Ricinussamen etc.) im gequollenen Zustande mit einer über Quecksilber abgesperrten Luftmenge in Berührung gebracht, so zeigt sich, dass das Volumen der Luft, selbst bei Abwesenheit von Aetzkali, alsbald eine erhebliche Verminderung erleidet. Es muss also Sauerstoff absorbirt werden, ohne dass dafür eine entsprechende Kohlensäuremenge zur Abscheidung gelangt. Wie die Fette sich ausserhalb des Organismus mit dem Sauerstoff verbinden, wenn sie der Luft ausgesetzt sind, und zur Entstehung stark sauer reagirender Verbindungen Veranlassung geben, so geschieht dasselbe in ausgedehntem Maasse bei der Keimung fettreicher Samen, während die Vinculationsathmung fettarmer Samen eine nur sehr unbedeutende sein kann. Ueberdies ist zu bemerken, dass die Fette bei der Keimung, wie im folgenden Kapitel eingehender gezeigt werden soll, in Kohlehydrate übergehen, und dieser Prozess, bei dessen Zustandekommen also sauerstoffarme Verbindungen in sauerstoffreiche übergehen, muss ebenso mit einer Sauerstoffabsorption ohne entsprechende Kohlensäureabgabe verbunden sein. Uebrigens macht sich bei der Keimung fettreicher Samen neben der Vinculationsathmung selbstverständlich die gewöhnliche normale Athmung in bemerkenswerther Weise geltend.

§ 60. Die innere Athmung. — Das Phänomen der inneren Athmung lässt sich in ungetrübtester Form beobachten, wenn man Pflanzentheile (Keimlinge, Blätter, Stengel, Blüthen, Früchte etc.) in eine sauerstofffreie Atmosphäre bringt. Es zeigt sich dann, dass das Volumen dieser Atmosphäre alsbald eine Vergrösserung erleidet. Die lebensthätigen Zellen der Pflanzentheile athmen Kohlensäure aus, und zwar entstammt der Kohlenstoff, sowie der Sauerstoff derselben, organischen Stoffen, die in den Zellen bereits vorhanden waren. Die von BORODIN [3]), sowie WORTMANN [4]) durchgeführten Untersuchungen über die innere Athmung haben ergeben, dass die Kohlensäuremenge, welche die Zellen während der ersten Stadien des Versuches in sauerstofffreier Luft aushauchen, ebenso gross wie diejenige Kohlensäuremenge ist, welche sie unter gewöhnlichen Umständen in Folge normaler Athmung in derselben Zeit aushauchen würden. Ferner ist von Wichtigkeit, dass die Zellen höherer Pflanzen bei Sauerstoffmangel natürlich nicht wachsen, dass sie aber ihre Lebensfähigkeit in Contact mit sauer-

[1]) Vergl. RISCHAWI, Versuchsstationen. Bd. 19. pag. 336.

[2]) Vergl. BERT, Versuchsstationen. Bd. 17. pag. 117.

[3]) Vergl. BORODIN, JUST's botan. Jahresbericht. 1875. pag. 880.

[4]) Vergl. WORTMANN, Ueber die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung der Pflanzen. Inaugural-Dissert. Würzburg 1879.

stofffreien Medien, wenn sie nicht zu lange in denselben verweilen, nicht einbüssen, sondern dass sie, an die Luft gebracht, weiter wachsen.

Von einem ganz hervorragenden physiologischen Interesse ist nun die zuerst von LECHARTIER und BELLAMY[1]), neuerdings ebenso von BREFELD[2]) sicher constatirte Thatsache, dass alle Pflanzen und Pflanzentheile (so z. B. Stengel, Blätter, Blüthen, Früchte etc.) bei Abwesenheit des freien atmosphärischen Sauerstoffs neben dem erwähnten Produkt der inneren Athmung (der Kohlensäure) auch Alkohol in geringeren oder grösseren Quantitäten erzeugen. Die Zellen der höheren Pflanzen sind nicht im Stande, wie bereits angeführt worden ist, bei Sauerstoffabschluss zu wachsen; aber andererseits ist zu betonen, dass keine Pflanzenzelle, nachdem sie getödtet worden ist, noch die Fähigkeit besitzt, zur Entstehung von Alkohol Veranlassung zu geben.

Die hier berührten Vorgänge besitzen deshalb insbesondere ein hohes Interesse, weil sie bis zu einem bestimmten Grade Aehnlichkeiten mit jenem Prozesse darbieten, den man gewöhnlich als alkoholische Gährung bezeichnet, und der durch lebende Pilzzellen verursacht wird.

Die Resultate der von PASTEUR[3]), LIEBIG[4]), BREFELD[5]), A. MAYER[6]) sowie von anderen Beobachtern durchgeführten Untersuchungen haben ergeben, dass der gewöhnliche Hefepilz *(Sacharomyces cerevisiae)* in Contact mit sauerstoffreicher Luft ein Verhalten zeigt, wie ein solches sonstigen Pflanzenzellen unter den nämlichen Umständen überhaupt eigenthümlich ist. Die Hefezellen wachsen und unterhalten normale Athmung; sie erzeugen aber (allerdings nur dann, wenn ihnen sehr bedeutende Sauerstoffmengen zur Disposition gestellt werden) keinen Alkohol. Bei Sauerstoffmangel bilden die Hefezellen dagegen in Contact mit Zuckerlösung viel Alkohol, aber sie wachsen gleichzeitig eine gewisse Zeit lang, und hierdurch unterscheiden sie sich wesentlich von den Zellen höherer Pflanzen, die ja bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs niemals wachsen. Wenn Hefezellen lange Zeit bei Sauerstoffabschluss verharren, so hört ihr Wachsthum allmählich auf. Die Zellen gehen in den Zustand des Absterbens über, sie erzeugen aber, bis sie wirklich abgestorben sind, noch Alkohol. Den Zellen des gewöhnlichen Hefepilzes ganz ähnlich verhalten sich diejenigen von *Mucor racemosus*. Einige Mucorarten sind dagegen wol noch im Stande, Zuckerlösungen bei Sauerstoffabwesenheit in Gährung zu versetzen; sie können aber unter solchen Umständen nicht mehr wachsen.

Meine Anschauungen über das Wesen der inneren Athmung und über die Beziehung derselben zur normalen Athmung habe ich bereits auf pag. 241 meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen wie folgt formulirt:

»1. Der normalen sowie der inneren Athmung der Pflanzenzellen geht stets eine Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma voran.

2. Die stickstofffreien Zersetzungsprodukte haben stets die Tendenz, sich durch intramolekulare Bewegung ihrer Atome weiter zu dissociiren.

3. Befinden sich die Pflanzenzellen aber mit dem freien Sauerstoff in Con-

[1]) Vergl. LECHARTIER und BELLAMY. Compt. rend., T. 69, 75 und 79.

[2]) Vergl. BREFELD, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5. pag. 328.

[3]) Vergl. PASTEUR, Compt. rend. 1861 u. 1863.

[4]) Vergl. LIEBIG, Ueber Gährung, als Quelle d. Muskelkraft und Ernährung. 1870.

[5]) Vergl. BREFELD, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 3 u. 5.

[6]) Vergl. A. MAYER, Lehrbuch der Gährungschemie. 1874. Vergl. auch den im Jahre 18[illegible] erschienenen Nachtrag zu diesem Werke.

tritt, so kommt dieser letztere Dissociationsprozess nicht zum Abschluss, weil der Sauerstoff oxydirend auf die stickstofffreien Verbindungen einwirkt und zur Bildung von Kohlensäure, Wasser, sowie eines Körpers, der für die Zwecke des Wachsthums in Anspruch genommen werden kann, Veranlassung giebt (Normale Athmung).

4. Bei Sauerstoffabschluss vollzieht sich die Dissociation der stickstofffreien Verbindungen in den Pflanzenzellen in augenfälligster Weise, aber der Verlauf dieses Vorganges ist nicht in allen Fällen derselbe, übrigens stets mit innerer Athmung verbunden.[1])

5. Normale alkoholische Gährung, die bei Sauerstoffabschluss mit Wachsthum der Gährungserreger verbunden ist, vermögen lediglich die Zellen einiger Pilze hervorzurufen.[2]) Die Zellen höherer Pflanzen (und ihnen analog verhalten sich die Zellen der erwähnten Pilze, wenn sie zu lange bei Sauerstoffabschluss verweilen) können bei Mangel des freien Sauerstoffs nicht wachsen; sie sterben allmählich ab, aber sie unterhalten in diesem Zustande, so lange sie noch nicht völlig getödtet sind, innere Athmung, und als Dissociationsprodukte der in Folge der Zersetzung der Eiweisskörper gebildeten stickstofffreien Stoffe treten geringe Alkoholmengen, Kohlensäure, sowie anderweitige Substanzen auf.«

Die alkoholische Gährung ist demnach keineswegs als ein fermentativer Prozess aufzufassen, sondern sie ist Folge der Lebensthätigkeit von Pflanzenzellen, und nach meiner Dissociationshypothese sind die Phänomene der Alkoholbildung seitens der Zellen höherer Pflanzen sowie der Zellen des eigentlichen Hefepilzes mit Leichtigkeit unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen. Ich ziehe es deshalb auch vor, bei der Erklärung der Gährungserscheinungen die Dissociationshypothese und nicht die von NÄGELI[3]) kürzlich aufgestellte molekular-physikalische Hypothese zu Grunde zu legen, und nach meiner Auffassung kommen die gesammten Gährungserscheinungen, welche sowol von höheren Pflanzen als auch von dem eigentlichen Hefepilze hervorgerufen werden, wie gesagt dadurch zu Stande, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten bei Sauerstoffabschluss in Folge der Bewegung ihrer Atome in Alkohol, Kohlensäure und andere Stoffe zerfallen. Der Fortgang der Gährung wird dadurch ermöglicht, dass die stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle sich wieder mit vorhandenen stickstofffreien Stoffen (Glycose) zur Bildung neuer Lebenseinheiten verbinden, die abermals zerfallen können.

Abgesehen von den bereits erwähnten Pilzen sind auch noch einige andere im Stande, bei Sauerstoffabschluss zu vegetiren und Gährungserscheinungen hervorzurufen. Vor allem ist hier auf das merkwürdige Verhalten des *Clostridium butyricum* hinzuweisen. Dieser Schizomycet, welcher die Buttersäuregährung verursacht, indem derselbe z. B. die Milchsäure unter Bildung von Buttersäure, Alkohol, Kohlensäure und Wasserstoff zersetzt, muss nach den sehr beachtens-

---

[1]) Einige Pflanzen (Pilze) liefern auch Wasserstoff als Produkt innerer Athmung. Vergl. MÜNTZ, Annal. d. chim. et de phys. Ser. 5, T. 8, pag. 67.

[2]) Uebrigens ist hier zu bemerken, dass die Zellen einiger Pilze (*Sacharomyces, Mucor*) in Contact mit Zuckerlösungen selbst bei anscheinend beträchtlichem Sauerstoffzutritt Alkohol erzeugen, eine Erscheinung, die, wie ich meine, darin ihre Erklärung findet, dass diese Pflanzen den Sauerstoff nicht mit der bedeutenden Energie, wie es die höheren Pflanzen vermögen, an sich reissen, aber dafür um so energischer Alkoholbildung hervorzurufen befähigt sind.

[3]) Vergl. NÄGELI, Theorie d. Gährung. 1879.

werthen Untersuchungen PRAZMOWSKI's[1]) als ein vollkommenes Anaërobiu aufgefasst werden. Der Pilz ruft allein bei Sauerstoffabwesenheit Gährung erscheinungen hervor; die sämmtlichen Lebensvorgänge desselben können si nicht nur bei vollkommenem Sauerstoffmangel vollziehen, sondern Sauerstoffzutr unterdrückt sogar die Entwicklung des Organismus.[2])

Es scheint, dass ebenso eine gewisse *Micrococcus*species, welche den Traube und Milchzucker zersetzen kann, bei Sauerstoffabschluss zu vegetiren verma Die Lebenseinheiten dieses Pilzes liefern aber nicht in erster Linie wie diejenige des *Sacharomyces cerevisiae* Alkohol, oder wie diejenigen der erwähnten *Clostridium* species Buttersäure als stickstofffreie Dissociationsprodukte, sondern es werde erhebliche Milchsäurequantitäten gebildet.

Es existirt noch eine Reihe niederer Organismen, welche in Folge ihre Lebensthätigkeit im Stande sind, organische Körper oder gar Organisme mit denen sie sich in Contact befinden, in eigenthümlicher Weise zu veränden Ich nenne hier z. B. den *Micrococcus ureae,* welcher den Harnstoff in kohle saures Ammoniak umwandelt, ferner die eigentlichen Fäulnissbacterien *(Bacterium Termo),* welche Proteïnstoffe unter Bildung mannigfacher organischer Körpe sowie verschiedener Gase (Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Stickstoff etc. zersetzen. Fäulnissprozesse ohne gleichzeitige Gegenwart der Bacterien sin noch niemals beobachtet worden, und alle Verhältnisse, welche das Leben de letzteren vernichten, bedingen auch einen Stillstand der Fäulniss. Interessant ist, dass die Fäulnissbacterien, wenn sie in nicht zu grosser Menge in den lebenden thierischen Organismus eingeführt werden, nach TRAUBE's Untersuchungen absterben Es muss an dieser Stelle noch darauf hingewiesen werden, dass viele pathologische Zustände der Thiere und Menschen in Folge des Lebensprozesses niederer Or ganismen hervorgerufen werden. Sicher nachgewiesen ist dies, — wenn allein die durch Schizomyceten verursachten Krankheiten Berücksichtigung finden, — z. B. für den durch eine *Bacillus*species verursachten Milzbrand und für die jetzt vor herrschende Krankheit der Seidenraupe, die Schlaffsucht. Wahrscheinlich werden aber auch Cholera, Thyphus, Diphtheritis, *Variola* etc. durch den Lebensprozess niederer Organismen hervorgerufen.[3])

Ueber das Verhalten der zuletzt genannten Pilze dem freien Sauerstoff gegenüber ist nichts Genaueres bekannt. Dagegen ist es gewiss, dass jene Schizomy ceten, welche, wie z. B. die *Mycoderma aceti,* die Essigsäurebildung aus Alkohol hervorrufen, oder welche die Nitrificationsprozesse im Boden bedingen, des freien Sauerstoffs für ihre normale Entwicklung bedürfen, denn sie wirken ja unzweifel haft als Sauerstoffüberträger.

§ 61. Die Insolationsathmung. — Den Säften der Blätter einiger Pflanzen (Crassulaceen) kommt, wie bereits MOHL angegeben hat, die merkwürdige Eigen schaft zu, dass sie während der Nacht eine saure Reaction annehmen, die aber am

[1]) Vergl. PRAZMOWSKI, Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien. Leipzig, 1880.

[2]) Uebrigens ist zu bemerken, dass keineswegs sämmtliche Schizomyceten zu den Anaërobien gehören. So ist z. B. nach PRAZMOWSKI das mit dem hier zuletzt erwähnten Pilz sehr nahe verwandte *Clostridium Polymyxa* nur bei Sauerstoffzutritt im Stande, sich normal zu entwickeln.

[3]) Ueber die hier berührten Verhältnisse vergl. man die Zusammenstellungen in LÜRSSEN's medicinisch-pharmaceutischer Botanik, Bd. 1, sowie in der kürzlich erschienenen Schrift: *Zur Aetiologie der Infectionskrankheiten.* München bei Finsterlin, 1881. Vergl. auch KOCH's Untersuchungen über den Milzbrand in COHN's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen. Bd. 2.

Tage wieder verschwindet. Unter Berücksichtigung dieses Beobachtungsresultates hat A. Mayer[1]) das Verhalten der Blätter von Crassulaceen in kohlensäurefreier Atmosphäre bei Zutritt des Lichtes, nachdem dieselben vorher im Dunkeln verweilt hatten, genauer untersucht und gefunden, dass die Blätter unter solchen Umständen erhebliche Sauerstoffmengen abgeben. Man könnte meinen, dass dieser Sauerstoff seiner Gesammtmasse nach durch Zersetzung von Kohlensäure entstände, die, wie es für die Stengelglieder der Opuntien gilt, in den Zellen aufgespeichert werden kann; aber A. Mayer hat diese Auffassung schon auf Grund der Ergebnisse besonderer Versuche als eine irrthümliche hingestellt. Die Blätter der Crassulaceen scheinen, soweit wir heute orientirt sind, in kohlensäurefreier Athmosphäre bei Lichtzutritt deshalb Sauerstoff abzugeben, weil unter diesen Bedingungen eine Pflanzensäure (nach A. Mayer eine Isomere der Aepfelsäure), die sich im Dunkeln im Gewebe der Blätter anhäufen kann, unter Sauerstoffabscheidung zersetzt wird. Als ein ferneres Produkt des in Rede stehenden Reductionsprozesses, der gewiss unter Mitwirkung des Chlorophylls zu Stande kommt, sind wahrscheinlich Kohlehydrate anzusehen. Der frei werdende Sauerstoff ist, da er einem Stoffwechselprozesse seine Entstehung verdankt, als ein Athmungsprodukt aufzufassen.

§62. Die Wärmeentwicklung und die Phosphorescenz der Pflanzen. — Wenn wir unser Augenmerk allein auf diejenigen Prozesse im Innern der Pflanze richten, durch welche der Temperaturzustand des Organismus in einigermaassen erheblicher Weise beeinflusst wird, so ist vor allen Dingen zu bemerken, dass die in den Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommenden Dissociations- sowie Decompositionsprozesse eine Freiwerdung von Wärme herbeiführen müssen. Wenn die Lebenseinheiten des Plasma eine Spaltung in stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomgruppen erleiden, wenn diese letzteren einer ferneren Dissociation unterliegen, oder wenn sie unter Vermittelung des Sauerstoffs der Luft oxydirt werden, so wird in actuelle Energie in Freiheit gesetzt, und diese tritt unter anderem in Form von Wärme auf (Eigenwärme der Pflanzen). Damit ist nun aber keineswegs gesagt, dass die Pflanzen stets eine höhere Temperatur als die sie umgebenden Medien besitzen müssen, und man findet in der That, dass die krautigen Theile der im Freien vegetirenden Pflanzen meistens nicht wärmer, sondern sogar kälter als die umgebende Luft sind, eine Erscheinung, die sich in einfachster Weise erklärt, wenn man bedenkt, dass neben jenen Ursachen, welche die Temperatur des Pflanzenkörpers erhöhen können, gleichzeitig anderweitige Momente thätig sind, durch welche die Temperatur der Gewächse eine Erniedrigung erfährt. So wird in Folge der Wärmeausstrahlung sowie der Transpiration krautiger Pflanzentheile die Eigenwärme derselben gewöhnlich nicht ohne weiteres in die Erscheinung treten; es bedarf besonderer Maassnahmen (vor allem Beseitigung irgendwie lebhafterer Transpiration) um die Entwicklung der Eigenwärme im Gewebe krautiger Pflanzentheile constatiren zu können. Andere Pflanzentheile hingegen, deren Oberfläche im Vergleich zu ihrer Masse relativ gering ist, die eine nur schwache Transpiration unterhalten, oder in denen die Stoffwechselprozesse mit

---

[1]) Vgl. A. Mayer, Versuchsstationen. B. 21. pag. 277. Ich glaube nicht, dass die Ansichten, welche H. de Vries (vergl. landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 5, pag. 469) über die hier in Rede stehenden Verhältnisse geäussert hat, nach den neueren Publicationen A. Mayer's als solche angesehen werden können, welche mit den Thatsachen in Einklang stehen.

besonderer Energie zur Geltung kommen, eignen sich unter Umständen vortrefflich dazu, um die Existenz der pflanzlichen Eigenwärme direkt zu constatiren.

Dass in der That in Folge des Lebensprozesses der Pflanzenzellen Wärme entwickelt wird, lässt sich z. B. deutlich beobachten, wenn man den Temperaturzustand gährender Zuckerlösungen mit demjenigen der umgebenden Medien vergleicht. Es zeigt sich, dass die Gährung mit lebhafter Wärmeentwicklung verbunden ist. Ebenso lässt sich leicht zeigen, dass bei der Keimung der Samen Wärme frei wird.[1]) Recht beträchtlich sind die Wärmemengen, welche in den Blüthen entwickelt werden. Man kann dies leicht constatiren, wenn man z. B. den Temperaturzustand der Antheren der Kürbisblüthen untersucht; aber vor allen Dingen ist hier auf die lebhafte Selbsterwärmung der einzelnen Theile des Kolbens der Aroideen hinzuweisen, denn dieser Pflanzentheil zeigt häufig einen Temperaturüberschuss von mehreren Graden.[2]) Dutrochet hat in der soeben citirten Abhandlung unter Benutzung eines thermoelektrischen Apparates den Nachweis geliefert, dass sich das Auftreten der Eigenwärme auch im Gewebe grüner Vegetationsorgane leicht nachweisen lässt, wenn man diese Pflanzentheile, nachdem man sie vor irgendwie lebhafterer Transpiration geschützt hat, zum Experiment verwendet.

Die Athmung einzelner Pflanzen kann so lebhaft erfolgen, dass sogar Phosphorescenzerscheinungen auftreten. Sicher nachgewiesen ist das Leuchten verschiedener Agaricusarten (namentlich des *Agaricus olearius* in der Provence), ferner dasjenige der Rhizomorphen. Die erwähnten Pflanzen besitzen die Fähigkeit der Lichtentwicklung nur im lebenden Zustande; entzieht man ihnen den Sauerstoff, so hört die Phosphorescenz auf. Die häufig in der Literatur wiederkehrenden Angaben bezüglich des Leuchtens verschiedener Blüthen, sind von sehr zweifelhaftem Werth.[3])

Viertes Kapitel.

Das Verhalten der stickstofffreien Verbindungen der Pflanzen.

§ 63. Die Baustoffe der Zellhaut im Allgemeinen. — Der Zellstoff der Zellmembranen kann auf keinen Fall als ein direktes Assimilationsprodukt angesehen werden. Dagegen liegt einerseits die Möglichkeit vor, dass gewisse in den Pflanzenzellen vorhandene stickstofffreie Verbindungen unmittelbar zur Zellstoffbildung Verwendung finden, andererseits kann man aber auch von vornherein der Ansicht sein, dass erst durch die Zersetzung der Proteïnstoffe, das für die Zwecke der Zellstoffbildung erforderliche Material gewonnen wird. Nach allem, was bereits in diesem Abschnitte gesagt worden ist, muss man heute dieser letzteren Auffassung den Vorzug geben, aber es ist schon hier zu betonen, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten des Plasma keineswegs in ihrer Gesammtmasse in Zellstoffe umgewandelt werden, sondern dass sie

---

[1]) Vergl. Göppert, Ueber Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen, Breslau 1830 und Wiesner, Sitzungsber. d. k. Akadem. d. Wiss. zu Wien. Bd. 64.

[2]) Vergl. Sennebier, Physiol. végétale. T. 3, pag. 315 und Dutrochet, Annal. d. sc. nat. T. 13, pag. 1.

[3]) Vergl. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie. 1838, Bd. 2, pag. 192 und Sachs Experimentalphysiologie, pag. 304.

zunächst unter Kohlensäure- sowie Wasserbildung einem Decompositionsprozesse anheimfallen, über dessen Verlauf die im 58. Paragraphen aufgestellte Formelgleichung näheren Aufschluss giebt. Jene Nebenprodukte des Stoffwechsels (Kohlensäure und Wasser) werden von den Pflanzenzellen abgeschieden; die Gruppe CH_2O verbleibt aber in den Zellen und kann in Cellulose übergeführt werden. Soll der Prozess der Zellstoffbildung in den Pflanzen und damit der Vorgang des Wachsthums nicht stille stehen, so müssen die stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten des Plasma natürlich aufs Neue mit stickstofffreien Körpern zur Bildung lebendiger Eiweissmoleküle in Wechselwirkung treten. Für diesen Zweck finden in der That die direkten Assimilationsprodukte (Amylum, Zucker, Fette) oder die in vorhandenen Reservestoffbehältern aufgespeicherten Substanzen (Amylum, Rohrzucker, Dextrin, Inulin, Fette etc.) Verwendung, und alle diese Körper können daher in einem bestimmten Sinne noch heute als Material angesehen werden, welches für die Bildung der Zellmembranen verbraucht wird. Jene Verbindungen sind ferner noch heute, wie dasselbe bereits von SACHS vor etwa 20 Jahren mit so grossem Nachdruck betont worden ist, als physiologisch gleichwerthige Substanzen aufzufassen.[1])

§ 64. Das Verhalten der Kohlehydrate. — Die in den Assimilationsorganen der Gewächse gebildete Stärke bleibt unter normalen Verhältnissen nicht in den Chlorophyllkörnern liegen, sondern sie wird in Glycose übergeführt und findet darauf im vegetabilischen Organismus die mannigfaltigste Verwendung. Für die Beurtheilung des Prozesses der Auflösung der in Pflanzenzellen vorhandenen Amylumkörner überhaupt, ist es von Wichtigkeit zu betonen, dass dabei nach den neueren Untersuchungen Fermente ganz allgemein eine wichtige Rolle spielen. Die Beobachtungen von BARANETZKY[2]) und anderer Forscher haben gezeigt, dass nicht nur in den Samen Fermente (Diastase) vorhanden sind, welche auflösend auf die Amylumkörner einwirken können, sondern dass ebenso die grünen Blatt- und Stammgebilde der Pflanzen solche Fermente führen. Die Fermente wirken corrodirend und chemisch verändernd auf die Amylumkörner ein, und in dem Maasse, wie diese Corrosion, die übrigens in sehr mannigfaltiger Weise in die Erscheinung treten kann, fortschreitet, entsteht Glycose auf Kosten der verschwindenden Stärke.[3])

Die aus der durch Assimilation erzeugten Stärke gebildete Glycose strömt nun, was zunächst unsere Aufmerksamkeit verdient, den wachsenden Pflanzentheilen zu. Sie wandert aus den Blättern in die Stammgebilde, kann in diesen nach aufwärts und abwärts bewegt werden, also schliesslich in alle Organe der Pflanzen (Wurzeln, junge Laubblätter, Blüthen etc.) gelangen, in denen ein Flächenwachsthum der Zellhäute oder Zelltheilungsvorgänge zur Geltung kommen. An dem Orte ihres Verbrauchs angelangt, vereinigt sich die Glycose mit den stickstoffhaltigen Dissociationsprodukten der Lebenseinheiten des Plasma. Es entstehen neue lebendige Eiweissmoleküle, und diese liefern endlich, nachdem

---

[1]) Vergl. SACHS, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 3, pag. 183 und Experimentalphysiologie, pag. 347. SACHS hat das Verhalten plastischer Stoffe in den Pflanzen auf mikroskopischem Wege eingehender verfolgt und mit Bezug auf die dabei in Anwendung zu bringenden Methoden sind die citirten Schriften zu vergleichen. Man vergl. ferner SACHS, Flora, 1862, pag. 289.

[2]) Vergl. BARANETZKY, Die stärkeumbildenden Fermente in d. Pflanzen. Leipzig 1878.

[3]) Wenn hier und im Folgenden von Glycose die Rede ist, so ist darunter stets eine auf Fehling'sche Flüssigkeit direkt reducirend einwirkende Zuckerart zu verstehen.

die oft erwähnten Dissociations- und Decompositionsvorgänge zur Geltung gekommen sind, das für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Material.

Mit Bezug auf die Wanderung stickstofffreier Verbindungen in den Gewächsen muss bereits an dieser Stelle betont werden, dass sich die in Rede stehenden Körper hauptsächlich im Parenchym der Pflanzen bewegen. Ferner ist von Wichtigkeit, dass die auf der Wanderung begriffene Glycose sehr allgemein in den Parenchymzellen transitorisch in Stärke übergeht, und endlich darf nicht übersehen werden, dass, während in allen in Streckung begriffenen Zellen der Pflanzen diese oder jene stickstofffreien Verbindungen (Glycose, Stärke etc.) nachgewiesen werden können, ein derartiger Nachweis nicht gelingt, wenn man die sich lebhaft theilenden Zellen der Vegetationspunkte der Stengel und Wurzeln oder des Cambiums untersucht. Zwar werden gerade diesen Zellen relativ erhebliche Quantitäten stickstofffreier Substanzen zugeführt; aber der Stoffverbrauch in denselben ist ein so lebhafter, dass jene Verbindungen sich nicht anhäufen können, und sich deshalb dem direkten Nachweis entziehen.[1])

Die in den Assimilationsorganen der Pflanzen gebildete Stärke, resp. die aus denselben gebildete Glycose kann aber nicht allein für die Zwecke des Wachsthums eine unmittelbare Verwendung finden, sie kann vielmehr ebenso zur Bildung solcher Körper dienen, die zunächst in Reservestoffbehältern zur Aufspeicherung gelangen, um erst in einer folgenden Vegetationsperiode verarbeitet zu werden. Wenn sich die Rübenwurzeln ausbilden, so zeigt sich, dass das Parenchym der Stiele der Blätter grosse Glycosemengen enthält. Transitorische Stärkebildung tritt in diesem Falle nur in beschränktem Umfange auf. Die Glycose wandert aus den Assimilationsorganen in die Wurzel und wird hier in Rohrzucker umgewandelt. Bei der Entwicklung der Kartoffelknollen werden beträchtliche Mengen des durch Assimilation erzeugten stickstofffreien Materials den Zellen derselben zugeführt, um schliesslich in Form von Amylumkörnern abgelagert zu werden. Ganz analoge Prozesse machen sich bei der Ausbildung der inulinreichen Knollen von *Helianthus tuberosus*, bei der Aufspeicherung von Reservestoffen in Zwiebeln, im Holz der Stämme, im Endosperm und Perisperm, der Samen oder in den Cotyledonen der Embryonen geltend.

Die im Vorstehenden in aller Kürze mitgetheilten Resultate über das Verhalten der Assimilationsprodukte der Pflanzen sind durch eine lange Reihe mikrochemischer, sowie quantitativ-chemischer Untersuchungen gewonnen worden. Mit Hülfe ähnlicher Methoden hat man aber auch das Verhalten der Reservestoffe bei der Keimung der Samen, bei der Knospenentwicklung der Holzpflanzen im Frühjahr und bei dem Austreiben der Knospen oder Knollen etc. untersucht. Dabei hat sich wieder ergeben, dass die stickstofffreien Reservestoffe das Material zur Bildung grösserer oder geringerer Glycosemengen liefern, die in die wachsenden Pflanzentheile übergehen und für die Zwecke der Zellstoffbildung Verwendung finden. In dem Maasse, wie die Embryonen oder Knospen sich entwickeln, ver-

---

[1]) Bemerkt sei hier noch, dass die Chlorophyllkörper solcher Pflanzentheile, die zunächst dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt waren, alsbald (bei höherer Temperatur in wenigen Tagen) völlig von Assimilationsprodukten entleert erscheinen, wenn jene Pflanzentheile ins Dunkele gelangen. Die Stärkekörner gehen in Glycose über; diese letztere kann auch im Finstern für die Zwecke des Wachsthums Verwendung finden, aber dasselbe hört sehr bald gänzlich auf, weil kein neues stickstofffreies Material durch Assimilation erzeugt wird. (Man vergl. SACHS, Botan. Zeitung, 1864. No. 38).

schwinden die Reservestoffe aus den Reservestoffbehältern, so dass die Zellen derselben endlich fast völlig entleert erscheinen.

Sehr klar lassen sich die Vorgänge, welche mit dem Verbrauch von Reservestoffen Hand in Hand gehen, bei der genaueren Betrachtung des Keimungsprozesses der Samen übersehen.[1]

Wenn man z. B. den Keimungsprozess der Gramineensamen näher ins Auge fasst,[2] so verdient zunächst die Thatsache Beachtung, dass der Embryo mit einem besonderen Saugorgan (dem Scutellum) versehen ist, welches den Zweck hat, dem Keimling die im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffe zuzuführen. Bald nach Beginn der Keimung werden die Stärkekörner in den dem Scutellum am nächsten liegenden Endospermzellen corrodirt; es tritt Glycose im Endosperm auf, und indem diese mehr und mehr in den Embryo übergeht, macht der Auflösungsprozess der Inhaltsstoffe der Endospermzellen weitere Fortschritte. Die Glycose verbreitet sich in dem Parenchym des Embryo; sie geht in die jungen Blätter, sowie Wurzeln über, und während bestimmte Glycosemengen sofort für die Zwecke der Zellstoffbildung Verwendung finden, können gewisse Quantitäten derselben vorübergehend in Stärke umgewandelt werden, die natürlich schliesslich wieder aufgelöst wird.

Der Embryo der Dattelsamen ist wie derjenige der Gräser mit einem Saugorgan versehen.[3] Während das Scutellum der Gräser aber bei der Keimung der Samen nicht wächst, vergrössert sich das Saugorgan der Dattelembryonen bei der Keimung beträchtlich. Als wichtigster stickstofffreier Reservestoff der Samen von *Phoenix dactylifera* ist nicht Amylum, sondern Zellstoff, der in Form mächtig entwickelter Verdickungsschichten der Endospermzellen vorhanden ist, anzusehen. Dieser Zellstoff wird unter Vermittelung des Saugorgans aufgelöst und in Glycose übergeführt, welche letztere den wachsenden Theilen des Embryo zuströmt.

Die angeführten Thatsachen lassen schon erkennen, dass in den Embryonen der genannten Samen (und diesen analog verhalten sich diejenigen anderer Samen) bestimmte Stoffe (Fermente) vorhanden sein oder gebildet werden müssen, welche in die Zellen der Reservestoffbehälter übergehen und die Auflösung der Reservestoffe herbeiführen. Dasselbe haben auch die Resultate der interessanten Untersuchungen VAN TIEGHEM's,[4] sowie anderer Beobachter ergeben, wonach manche Embryonen sogar auf Amylumkörner, mit denen sie sich in Contact befinden, die aber nicht mehr in Pflanzenzellen eingeschlossen sind, lösend einwirken und die gebildeten Stoffe für die Zwecke ihres Wachsthums verwerthen. Wenn die Reservestoffe der Samen nicht im Endosperm, sondern in den Cotyledonen der Embryonen selbst aufgespeichert sind (*Pisum, Phaseolus* etc.), so ist die Gegenwart eines besonderen Saugorganes natürlich nicht erforderlich, um die plastischen Stoffe den sich entwickelnden Organen der Keimpflanzen zuzuführen.

Instructiv sind auch die Ergebnisse, zu denen man bei quantitativ-chemischen Untersuchungen der Samen einerseits und der Keimpflanzen andererseits gelangt

---

[1] Die Literatur über die Keimung solcher Samen, welche reich an Kohlehydraten sind, habe ich im fünften Hauptabschnitte meiner Keimungsphysiologie zusammengestellt.

[2] Angaben über die Keimungsgeschichte der Gräser findet man bei SACHS, Botan. Zeitung, 1862. pag. 145.

[3] Angaben über die Keimung der Dattel findet man bei SACHS, Botan. Zeitg. 1862, pag. 241.

[4] Vergl. VAN TIEGHEM, Annal. d. sc. nat. Botanique. Ser. 5. T. 17. pag. 205.

ist. So liess BOUSSINGAULT[1]) z. B. Maiskörner 20 Tage lang im Finstern keime
Die Beobachtungsresultate sind in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestell

Mais.	Trockensubst. bei 110° C. Grm.	Amylum und Dextrin (?). Grm.	Glycose. Grm.	Fett. Grm.	Cellulose. Grm.	Stickstoffhaltige Stoffe. Grm.	Asche. Grm.	Unbestimmt Stoffe Grm
22 Körner . .	8,636	6,386	0,000	0,463	0,516	0,880	0,156	0,2
22 Keimpflanzen	4,529	0,777	0,953	0,150	1,316	0,880	0,156	0,3
Differenz	— 4,107	— 5,609	+ 0,953	— 0,313	+ 0,800	0,000	0,000	+ 0,1

Zunächst ist von Wichtigkeit, dass die Maiskeimlinge, da sie sich im Finster
entwickelten, natürlich nicht assimiliren konnten. Deshalb ist auch der Trocke
substanzgehalt der Keimlinge viel geringer als derjenige der ruhenden Körne
Ferner ist aber vor allen Dingen dies Resultat für uns von Bedeutung, dass ei
erheblicher Theil des Amylum in Folge der Keimung verschwand. Diese Stärke
menge ist zunächst in Glycose übergegangen. Ein Theil derselben hat sich i
den Keimpflanzen angehäuft, während ein anderer Theil mit den stickstoffhaltige
Dissociationsprodukten der Lebenseinheiten in Wechselwirkung gerieth, und z
Neubildung von Proteïnstoffen Verwendung fand. Durch den fortdauernd z
Geltung kommenden Prozess der Selbstzersetzung der Lebenseinheit des Plasm
ist schliesslich das Material gewonnen worden, welches zur Bildung von Kohlen
säure, Wasser und Zellstoff verbraucht wurde. In der That lassen die vorstehen
den Zahlenangaben deutlich erkennen, dass die Keimpflanzen mehr Cellulose
als die ausgelegten Körner enthalten.[2])[3])

§ 65. Das Verhalten der Fette. — Es dürften wol kaum vollkommen
fettfreie Pflanzentheile existiren. Die Wurzeln, Stengel, Blätter sind aber meisten
sehr fettarm. Ebenso enthalten viele Samen nur geringe Fettmengen, ander
dagegen (Raps-, Mohn-, Ricinussamen) sehr bedeutende (30—50%). Auch da
Fleisch einiger Früchte (z. B. diejenigen von *Olea europaea*) ist sehr fettreich
Die Fette zeichnen sich durch hohen Kohlenstoff- und geringen Sauerstof
gehalt aus. Als nähere Bestandtheile der Fette sind zunächst Glyceride (we
meist Triglyceride) verschiedener Säuren, z. B. der Capronsäure, Myristinsäure
Stearinsäure, Oelsäure, Ricinölsäure etc. zu nennen. Neben Glyceriden ent
halten die Pflanzenfette aber nachgewiesenermaassen häufig freie Fettsäuren.[4])

Die Fette entstehen in den Pflanzen, wie es scheint nur sehr selten und gan
vereinzelt in Folge des Assimilationsprozesses. In der Regel sind sie als Stof
wechselprodukte aufzufassen. Bei dem Studium des Reifungsprozesses fettreiche
Samen hat sich ergeben, dass Kohlehydrate in letzter Instanz das Materi
zur Fettbildung liefern[5]). Die unreifen Samen sind reich an Amylum; aber i
dem Maasse, wie die Entwicklung der Samen Fortschritte macht, häuft sich Fet
im Gewebe derselben an, während die Stärke verschwindet. Bedenkt man, das
in dem in Rede stehenden Falle sauerstoffarme Verbindungen (Fette) aus sauer
stoffreichen hervorgehen, und zieht man ferner in Erwägung, dass das Zustande

1) Vergl. BOUSSINGAULT, Compt. rend. T. 58. pag. 917.

2) Weitere Angaben über die in diesem Paragraphen berührten Verhältnisse findet man be
SACHS (Handbuch der Experimentalphysiologie und Lehrbuch der Botanik), DETMER (Keimungs
physiologie), H. DE VRIES (landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 5, 6, 7 und 8), sowie JUST (Annal. d
Oenologie, Bd. 3. H. 4).

3) Auf das Verhalten einiger Kohlehydrate komme ich weiter unten zurück.

4) Vergl. KÖNIG, Versuchsstationen. Bd. 17, pag. 13.

5) Vergl. PFEFFER, PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. 8, pag. 429.

kommen eines solchen Reductionsprozesses im chlorophyllfreien Gewebe der reifenden Samen nicht unter Sauerstoffabscheidung zu Stande kommen kann, so leuchtet ein, dass die sauerstoffreichen Verbindungen unter Kohlensäureentwicklung in Fette übergehen werden. Man hat sich, so meine ich, vorzustellen, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten diejenigen Atomgruppen repräsentiren, aus denen das Fett direkt hervorgeht, während die in den reifenden Samen vorhandenen Kohlehydrate den Fortgang des in Rede stehenden Prozesses in bekannter Weise ermöglichen.[1])

Es ist bereits an anderer Stelle betont worden, dass Kohlehydrate und Fette als physiologisch gleichwerthige Verbindungen angesehen werden müssen, und dieser Satz stützt sich zumal auf die Erfahrungen, welche man bei dem Studium des Keimungsprozesses fettreicher Samen gemacht hat. Es hat sich dabei nämlich ergeben, dass die Fette, ebenso wie Stärke oder andere Kohlehydrate, das Material zur Cellulosebildung liefern können. Die mikrochemischen Untersuchungen von SACHS[2]), ebenso die quantitativ-chemischen Arbeiten, welche HELLRIEGEL, PETERS und ich[3]) über den Keimungsprozess fettreicher Samen durchgeführt haben, lehren, dass das Fett in dem Maasse, wie die Evolution des Embryo fortschreitet, und die Zellstoffbildung in Folge dessen bedeutender wird, aus den Reservestoffbehältern verschwindet. Dabei macht sich die bemerkenswerthe Thatsache geltend, dass das Fett zunächst in Stärke oder Glycose (letzteres namentlich bei der Keimung der Samen von *Allium Cepa*) übergeht, während sich diese Kohlehydrate dann weiter in ganz ähnlicher Weise verhalten, wie dies im vorigen Paragraphen dargelegt worden ist. Auf Grund der Ergebnisse gewisser von MÜNTZ[4]) durchgeführter Untersuchungen darf man heute annehmen, dass die Glyceride bei der Keimung unter Vermittelung von Fermenten in Glycerin und freie Fettsäuren gespalten werden. Ersteres geht wahrscheinlich in sogen. unbestimmte Stoffe über, während die freien Fettsäuren einem Oxydationsprozesse anheimfallen und das Material zur Entstehung von Kohlehydraten liefern. Dabei wird, da aus sauerstoffarmen Verbindungen (Fettsäuren) sauerstoffreiche Körper (Kohlehydrate) entstehen, sehr viel Sauerstoff verbraucht.

§ 66. Weitere plastische Stoffe. — Es ist nicht zu übersehen, dass neben den Kohlehydraten und Fetten noch anderweitige stickstofffreie Substanzen in den Pflanzen vorkommen, die als plastisches Material aufgefasst werden müssen. Zunächst möchte ich hier auf den Mannit ($C_6 H_{14} O_6$) hinweisen, welche Verbindung im reinen Zustande farblose, seidenglänzende Nadeln darstellt, die einen süssen Geschmack besitzen und in Wasser leicht löslich sind. Der Mannit kommt in vielen Pilzen, aber auch in vielen höheren Pflanzen (Olivenbaum, Apfelbaum, Lärche etc.) vor, und aus den Resultaten einer Arbeit DE LUCA's[5]) scheint hervorzugehen, dass die in Rede stehende Substanz sich in den Gewächsen ganz ähnlich wie Amylum oder Glycose verhalten kann.

In gewissem Sinne können auch wol manche Glycoside des pflanzlichen Organismus, mögen dieselben stickstofffrei oder stickstoffhaltig sein, als plastisches Material angesehen werden. Für alle diese Verbindungen (Salicin, Populin, Phlo-

[1]) Man vergl. auch NÄGELI's Angaben über die Fettbildung des *Penicillium*. Sitzungsber. der bayerischen Akadem. d. Wissensch. 1879, pag. 287.

[2]) Vergl. SACHS, Botan. Zeitung. 1859, pag. 177, u. 1863, pag. 57.

[3]) Vergl. die Angaben in meiner Keimungsphysiologie. pag. 334.

[4]) Vergl. MÜNTZ, Annl. de chim. et de phys. Ser. 4, T. 12, pag. 472.

[5]) Vergl. DE LUCA, Comptes rendus 1862. pag. 506.

ridzin, Rubierythrinsäure, Digitalin, Solanin, Amygdalin, Myroensäure etc.) ist es nämlich charakteristisch, dass dieselben bei der Behandlung mit Säuren in Traubenzucker und andere Körper zerfallen. Man hat einigen Grund zu glauben, dass die Glycoside im vegetabilischen Organismus unter bestimmten Umständen ebenfalls Glycose als Zersetzungsprodukt liefern, und wäre dies wirklich der Fall, so würde der gebildete Zucker unzweifelhaft als plastisches Material Verwendung finden können. In demselben Sinne wie die eigentliche Glykoside dürfen auch wol manche Gerbstoffe als plastisches Material gelten. In der Chinarinde kommt z. B. Chinagerbsäure neben Chinaroth vor. Wenn man aber Chinagerbsäure mit Schwefelsäure behandelt, so bilden sich Zucker und Chinaroth, weshalb die Vermuthung sehr nahe liegt, dass die hier in Rede stehende Spaltung des Gerbstoffs ebenfalls in der lebenden Pflanze zu Stande kommen kann.

§ 67. Die Degradationsprodukte. — Bestimmte Stoffe des pflanzlichen Organismus können ganz unzweifelhaft als Degradationsprodukte, d. h. als solche Körper angesehen werden, welche aus organisirten Gebilden der Zellen entstanden sind, aber keine weitere Verwendung zur Bildung neuer organisirter Zellenbestandtheile finden. Zunächst ist hier auf das Lignin des Holzes hinzuweisen, dessen Entstehung aus dem Zellstoff der Membranen sowol vom physiologischen als auch vom rein chemischen Standpunkte aus als sehr wahrscheinlich angesehen werden muss.[1]) Ebenso dürfen das Suberin des Korks, sowie das Cutin der Cuticula als Degradationsprodukte der Cellulose der Zellmembranen gelten, und es ist nicht minder wahrscheinlich, dass der Zellstoff ebenfalls das Material zur Entstehung des Wachses der Cuticula liefert.[2]) Als fernere Degradationsprodukte sind zu nennen: das Arabin, welches namentlich aus verschiedenen *Acacia*arten gewonnen wird, das Bassorin, ein Hauptbestandtheil des Traganthgummis einiger *Astragalus*species, die Gummiarten und Pflanzenschleime in den Epidermiszellen vieler Samen und Pericarpien,[3]) sowie die Pectinstoffe (Pectin), jene Körper, die mit Wasser Gallerten bilden, und unter Vermittelung von Fermenten aus der Pectose entstehen sollen.

§ 68. Die Nebenprodukte. — Wenn in den Pflanzen Dissociationsprozesse oder Decompositionsprozesse zur Geltung kommen, so entstehen neben den plastischen Stoffen, die für die Zwecke der Zellhaut- sowie Protoplasmabildung Verwendung finden können, noch eine Reihe anderweitiger Körper, welche nicht zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile dienen. Vor allen Dingen sind Kohlensäure, Wasser sowie Alkohol als Nebenprodukte des Stoffwechsels anzusehen. Ueberdies bilden sich aber in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma oder der Decomposition der stickstofffreien Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle noch manche andere Verbindungen, die hier für uns von Interesse sind, und es kommt, wie ich meine, ganz auf die specifische Natur der Lebenseinheiten der Zellen an, welche Stoffe eben entstehen.

---

[1]) Vergl. SACHSSE, die Chemie u. Physiologie der Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteïnsubstanzen. 1877, pag. 146.

[2]) Vergl. DE BARY, Botan. Zeitung. 1871, pag. 614.

[3]) Uebrigens entstehen diese Körper, wie FRANK (PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. 5, pag. 161 gezeigt hat, nicht immer auf Kosten des Zellstoffes. Der sogen. Leinsamenschleim scheint z. B aus Amylum hervorzugehen.

Als Nebenprodukte des Stoffwechsels sehe ich an: Die ätherischen Oele (z. B. das Terpentinöl [$C_{10} H_{16}$], das ebenfalls sauerstofffreie Pomeranzenöl der Orangenschalen, das sauerstoffhaltige Zimmt-, Nelken- und Thymianöl, den gewöhnlichen Camphor [$C_{10} H_{16} O$]), die Harze[1]), die Bitterstoffe, manche Farbstoffe (z. B. Blüthenfarbstoffe, der rothe Farbstoff des auf Brod, gekochten Speisen oder Milch lebenden *Micrococcus prodigiosus*, das Triphenylrosanilin des die Bildung der sogen. blauen Milch verursachenden *Bacterium Syncyaneum)*, die Alkaloïde, die Glycoside, die Gerbstoffe und die Pflanzensäuren (Oxal-, Aepfel-, Citronensäure etc.).

Mit Bezug auf die Glycoside und Gerbstoffe ist allerdings noch einmal auf das im 66. Paragraphen Gesagte hinzuweisen, aber wenn man von der dort erwähnten Wichtigkeit der Zuckerbildung aus diesen Stoffen absieht, so sind dieselben unzweifelhaft als Nebenprodukte des Stoffwechsels aufzufassen. Dieser Ansicht ist eine um so grössere Berechtigung zuzuerkennen, als SACHS in seinen mehrfach citirten Abhandlungen über den Keimungsprozess hervorhebt, dass z. B. die in den Keimlingen neu entstehenden Gerbstoffe in denjenigen Zellen, in welchen sie zuerst auftreten, ruhig liegen bleiben und keine weitere Verwendung für die Zwecke des Wachsthums erfahren.

Von den Pflanzensäuren glaubte man früher (und namentlich hat LIEBIG diese Ansicht in seiner Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie vertreten), dass dieselben in Folge des Assimilationsprozesses enständen. Die in den Pflanzensäften in löslichen Verbindungen auftretenden organischen Säuren sollten demnach aus Kohlensäure sowie Wasser entstehen und weiterhin das Material zur Bildung anderweitiger Pflanzenstoffe (z. B. Zucker) liefern. Man stützte sich zur Begründung dieser Auffassung zumal auf die Thatsache, dass viele unreife Früchte, so lange dieselben noch grün sind, sehr sauer schmecken, während mit fortschreitender Reife der saure Geschmack einem süssen Platz macht.[2])

Dabei hat man aber völlig übersehen, dass der Chlorophyllgehalt unreifer Früchte meistens ein relativ nur geringfügiger ist, so dass also gerade den Früchten keine besondere Bedeutung als Reductionsapparaten der Gewächse zuerkannt werden darf. Ueberdies stellte MÜLLER-THURGAU[3]) kürzlich fest, dass Weinbeeren, wenn die Entwicklung derselben nicht unter normalen Verhältnissen,

[1]) Uebrigens lassen sich bezüglich der ätherischen Oele und Harze auch Thatsachen geltend machen, welche dafür sprechen, dass dieselben keine Nebenprodukte des Stoffwechsels, sondern Degradationsprodukte repräsentiren. Man vergl. auch DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane etc. 1877, pag. 215.

[2]) In der That haben spezielle Untersuchungen gezeigt, dass die reifenden Früchte (Birnen, Aepfel, Weinbeeren etc.) fortdauernd absolut reicher an Zucker werden. Mit Bezug auf den absoluten Gehalt reifender Früchte an titrirbarer Säure fand PFEIFFER (vergl. chem. Untersuchungen über das Reifen des Kernobstes, Inaugur.-Dissert. Jena, 1875), dass derselbe bei Birnen und Aepfeln continuirlich bis gegen das allerletzte Reifestadium zunimmt, während der absolute Gehalt der Weinbeeren an titrirbarer Säure nach NEUBAUER (vergl. Annl. d. Oenologie, B. 4, pag. 490) bereits ziemlich frühzeitig sein Maximum erreicht, um dann abzunehmen. Uebrigens ist es sehr wol denkbar, dass sich gewisse Mengen der ursprünglich in den Früchten vorhandenen titrirbaren Säuren früher oder später mit Basen zu unlöslichen Salzen verbinden und in Folge dessen nicht mehr leicht nachgewiesen werden können.

[3]) Vergl. MÜLLER-THURGAU, Botan. Jahresbericht, herausgegeben v. JUST. 5. Jahrgang, pag. 715.

sondern im Finstern erfolgt, während die Stamm- und Blattgebilde der Rebe natürlich dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt bleiben, ganz gut zur Reife komme können. Der Zuckergehalt im Finstern erwachsener Weinbeeren ist nicht wesen lich verschieden von demjenigen solcher Früchte, die dem Wechsel von Ta und Nacht ausgesetzt sind, eine Thatsache, die unmittelbar zu dem Schlu berechtigt, dass der geringe Chlorophyllgehalt der reifenden Weinbeeren keine irgendwie erheblichen Einfluss auf die Glycoseanhäufung im Fruchtgewebe au üben kann, und dass ferner die organischen Säuren das Material zur Zucke bildung nicht liefern.[1]) Die Glycose entsteht vielmehr, wie MÜLLER-THURGA speciell nachgewiesen hat, in dem hier in Rede stehenden Fall genau auf di selbe Weise, wie dies sonst im vegetabilischen Organismus zu geschehen pfleg d. h. es werden den reifenden Früchten erhebliche Stärkemengen aus de Assimilationsorganen der Pflanzen (zumal den Blättern) zugeführt, und die gehen in Zucker über.

Die organischen Säuren entstehen in der Pflanze also nicht durch Reduction prozesse aus Kohlensäure sowie Wasser, wie man früher annahm, sondern a ganz anderem Wege. Sie sind, wie z. B. die Oxalsäure, die in den Pflanze zellen so sehr allgemein in Verbindung mit Kalk oder Kali vorkommt, a Oxydationsprodukte aufzufassen, welche wahrscheinlich aus den stickstofffreie Dissociationsprodukten der Lebenseinheiten unter Vermittelung des atmosphärische Sauerstoffs hervorgehen, oder sie können als Dissociationsprodukte der lebe digen Eiweissmoleküle selbst angesehen werden. Dies letztere gilt, wie A MAYER[2]) wahrscheinlich gemacht hat, für die Isomere der Apfelsäure der Crass laceen, aber ebenso für die Milch- und Buttersäure, die bei dem Zustand kommen der Milchsäure- und Buttersäuregährung bei Sauerstoffabschluss unte Vermittelung niederer Organismen (Schizomyceten) entstehen.

Nach alle dem müssen die organischen Pflanzensäuren als Nebenprodukt des Stoffwechsels angesehen werden. Sie finden im Allgemeinen keine Ve wendung zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile, und wir können mit Be zug auf ihre physiologische Function im Organismus vor allen Dingen nur die hervorheben, dass sie im Stande sind, in die Pflanzen übergegangene salpeter saure und schwefelsaure Salze zu zersetzen. Diese Function der organische Säuren ist, wie bereits an anderer Stelle hervorgehoben wurde, von erhebliche Bedeutung für die Bildung von Proteïnstoffen in den Gewächsen.[3])

[1]) Höchstens können ganz geringe Zuckermengen aus den Pflanzensäuren durch Reductions prozesse unter dem Einflusse des Lichtes entstehen. (Man vergl. die Darstellungen im 61. Paragraphen.)

[2]) Vergl. A. MAYER, Versuchsstationen. Bd. 21. pag. 331.

[3]) Uebrigens will ich bemerken, dass die Degradationsprodukte sowie die Nebenprodukte des Stoffwechsels, wenn sie gleich keine Verwendung zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile erfahren, doch sehr allgemein wichtige physiologische Functionen im pflanzlichen Organismus zu erfüllen haben. So bedingt das Lignin vor allen Dingen die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Holzes, welche für die Wasserleitung in den Gewächsen eine so grosse Bedeutung besitzen. Die Schleim- und Gummimassen der Samen sind für den Quellungsprozess derselben von Wichtigkeit. Die ätherischen Oele dienen dazu, Insekten, welche die Befruchtungsvorgänge in den Blüthen vermitteln, anzulocken etc. etc.

Fünftes Kapitel.

Die Translocation plastischer Stoffe in den Pflanzen.

§ 69. Einleitende Bemerkungen. — a) Die Nothwendigkeit der Stoffbewegung in den Pflanzen. Wenn die Sporen der Kryptogamen in Berührung mit Wasser keimen, so bewegen sich die vorhandenen Reservestoffe nach dem fortwachsenden Ende der Keimschläuche hin. Sie erfahren hier Verwendung zur Zellstoffbildung, während der Raum der Sporen selbst allmählich entleert wird. Complicirter als in dem soeben erwähnten einfachen Falle gestalten sich die Verhältnisse schon, wenn wir die Stoffbewegung im Organismus eines höheren Pilzes, einer Moospflanze oder eines Farnprothalliums betrachten, denn hier muss das plastische Material sehr allgemein zunächst eine mehr oder minder grosse Anzahl von Zellen durchwandern, um an die Orte des Verbrauchs zu gelangen. Noch viel verwickeltere Erscheinungen lassen sich aber constatiren, wenn man die Translocation plastischer Stoffe in der aus der befruchteten Eizelle der Gefässkryptogamen hervorgehenden Pflanze oder im Organismus der entwickelten phanerogamen Gewächse ins Auge fasst. In diesen Fällen tritt die Nothwendigkeit der Stoffbewegung besonders deutlich hervor, denn die physiologische Arbeitstheilung im Organismus der höheren Pflanzen ist eine weitgehende geworden, und die Stoffe, die in einem Organ producirt worden sind, werden keineswegs ihrer Gesammtmasse nach in diesem Organ selbst verbraucht. Ich brauche zur Illustration des Gesagten wol nur auf die Thatsache hinzuweisen, dass in den Blättern viel mehr Amylum erzeugt wird, als für das Wachsthum der Assimilationsorgane selbst erforderlich ist. Der Ueberschuss der Stärke verharrt aber nicht in den Blättern, sondern er wandert in die Stengeltheile und Wurzeln etc., um in diesen Organen für die Zwecke des Wachsthums verbraucht, oder abgelagert zu werden. Wäre die Möglichkeit der erwähnten Translocation plastischer Stoffe aus den Blättern in die Wurzeln oder in andere Pflanzentheile, welche nicht selbst assimilatorisch thätig sind, nicht gegeben, so könnten sich dieselben natürlich überhaupt gar nicht ausbilden.

b) Die Richtung, in welcher sich die plastischen Stoffe in den Pflanzen bewegen. Das plastische Material kann sich im vegetabilischen Organismus, wie schon SACHS[1]) hervorgehoben hat, 1. vom Entstehungs- zum Verbrauchsorte, 2. vom Entstehungs- zum Ablagerungsorte, 3. vom Ablagerungs- zum Verbrauchsorte bewegen. Dabei kann ein und derselbe Körper die verschiedenartigsten Richtungen einschlagen, d. h. er kann in den Pflanzen von oben nach unten, von unten nach oben oder in horizontaler Richtung wandern.

Die Wurzelentwicklung kann allein stattfinden, wenn grosse Mengen plastischer Stoffe aus den Blättern in den Stamm übergehen und sich in diesem nach abwärts bewegen. Diese Bewegungsrichtung behält ebenso noch einen erheblichen Antheil des plastischen Materials in der Hauptwurzel bei, während andere Stoffmengen, diejenigen nämlich, welche in die Seitenwurzeln übergehen, in mehr oder minder horizontaler Richtung translocirt werden. Die stickstofffreien und stickstoffhaltigen Verbindungen, welche, nachdem sie gewisse Metamorphosen erlitten haben, in den unterirdischen Reservestoffbehältern (Wurzeln, Knollen, Zwiebeln etc.) zur Ablagerung gelangen, bewegen sich von oben nach unten, während die Substanzen, die zur Anfüllung der Zellen der Reservestoff-

[1]) Vergl. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie. pag. 376.

behälter der Samen und Früchte dienen, in vielen Fällen im Gegentheil vo
unten nach oben wandern. Sehr allgemein tritt in den Pflanzen eine nac
aufwärts und abwärts gerichtete Bewegung plastischer Stoffe gleichzeitig he
vor, und ein solches Verhältniss lässt sich z. B. in klarer Weise bei der En
wicklung des Embryo der Samen auf Kosten der im Endosperm oder in den Coty
ledonen aufgespeicherten Reservestoffe verfolgen, denn gewisse Quantitäte
plastischen Materials wandern aus den Reservestoffbehältern nach abwärts in di
Wurzeln, während andere Mengen stickstofffreier und stickstoffhaltiger Substanze
in Folge einer nach aufwärts gerichteten Bewegung in die sich ausbildende
Stengeltheile eintreten.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen lassen keinen Zweifel darüber be
stehen, dass es mit dem heutigen Standpunkte der Pflanzenphysiologie nich
mehr verträglich ist, von einem in den Pflanzen sich ausschliesslich nach abwärt
bewegenden Bildungssaft zu sprechen. Früher hat man allerdings häufig an eine
derartigen Anschauung festgehalten, und noch DE CANDOLLE[1]) ist, wie wol be
hauptet werden darf, in der älteren Auffassung befangen.

§ 70. Die Gewebeformen, in denen die Translocation plastische
Stoffe erfolgt. — Die ersten eingehenden experimentellen Untersuchunge
über die in diesem Paragraphen zu behandelnden Fragen sind von HANSTEIN[2]
durchgeführt worden. Dieser Forscher benutzte zunächst die Zweige verschiedene
dicotyler Pflanzen zu seinen Beobachtungen und brachte sogen. Ringelschnitte an
denselben an, indem er das Rindengewebe, den Bast und das Cambium rings
im Umfange am unteren Theile der Zweige an einer Stelle entfernte. Wenn bei
derartigen Experimenten z. B. Weidenzweige oder überhaupt solche Zweige be
nutzt werden, deren Mark frei von Gefässbündeln oder Bastelementen ist, so
bilden sich aus den vorhandenen Wurzelanlagen oberhalb der Ringelung viele,
unterhalb derselben keine oder sehr wenige Wurzeln aus.[3]) Zu ganz anderen
Resultaten führt der Versuch, wenn man mit solchen Pflanzen (*Piper medium*, *Mirabilis Jalappa*) experimentirt, in deren Mark Gefässbündel verlaufen, oder
wenn man mit den Stämmen monocotyler Gewächse arbeitet. In diesen Fällen
erfolgt nämlich auch unterhalb der Ringelung eine nicht unerhebliche Wurzelbildung. Besonderes Interesse verdienen endlich die Beobachtungen an solchen
Pflanzen, bei denen auf der Innenseite der Gefässbündel Weichbastelemente vorhanden sind, deren Mark selbst aber keine Gefässbündel führt. Derartiges ist
z. B. bei *Nerium Oleander*, *Vinca minor* sowie *Solanum Dulcamara* der Fall, und
nach erfolgter Ringelung bilden sich die Wurzeln bei diesen Gewächsen ebenfalls
unterhalb der Ringelung aus. HANSTEIN spricht sich nun auf Grund der Resultate seiner Untersuchungen dahin aus, dass die Weichbastelemente, mögen dieselben in den Pflanzen an diesen oder jenen Orten vorkommen, allein für die
Translocation plastischer Stoffe von Bedeutung seien. Das Parenchym soll dagegen
nach der Anschauung des genannten Beobachters keine Bedeutung für die
Wanderung des Bildungsmaterials in den Gewächsen besitzen.

---

[1]) Vergl. DE CANDOLLE, Physiologie végétale 1832. Bd. 1. pag. 421. Vergl. auch die deutsche Uebersetzung des citirten Werkes v. RÖPER. Bd. 1. pag. 419.

[2]) Vergl. HANSTEIN, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 2.

[3]) Je länger das sich unterhalb des Ringelschnitts befindende Stengelstück ist, um so kräftiger entwickeln sich die Wurzeln an demselben.

Diese Anschauung ist aber unzweifelhaft als eine unzulängliche anzusehen, denn wie schon SACHS[1]) richtig hervorgehoben hat, müssten die Weichbastelemente, wenn sie die Translocation der plastischen Stoffe allein zu besorgen hätten, stickstoffhaltige sowie stickstofffreie organische Körper in reichlichen Quantitäten führen, da die Pflanzen beider Gruppen dieser Substanzen für eine normale Entwicklung bedürfen. Die weiteren Untersuchungen über die hier in Rede stehenden Verhältnisse haben nun zu dem Resultate geführt, dass die Weichbastelemente zwar sehr erhebliche Proteïnstoffmengen enthalten, aber sehr arm an stickstofffreien Verbindungen sind. Daher müssen sich an dem Vorgange der Translocation plastischer Stoffe abgesehen von dem Weichbaste noch anderweitige Gewebeformen betheiligen, und als solche sind vor allem die verschiedenen parenchymatischen Gewebe anzusehen, die, wie leicht constatirt werden kann, thatsächlich grosse Mengen von Stärke, Glycose etc. führen. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Andeutungen gelingt es leicht, die Ergebnisse der Untersuchungen HANSTEIN's richtig zu deuten. Ich will hier aber nicht näher auf die Resultate der erwähnten Ringelungsversuche eingehen, sondern sogleich darzulegen versuchen, welche Anschauungen heute über die Function der einzelnen Gewebeformen der Pflanzen bei der Translocation plastischer Stoffe im vegetabilischen Organismus geltend gemacht werden können. Dabei stütze ich mich weniger auf die Resultate, zu denen die Ringelungsversuche geführt haben, sondern fasse nach dem Vorgange von SACHS vor allem die Beobachtungen über das Vorkommen der verschiedenen Bildungsstoffe in den einzelnen Gewebeformen selbst ins Auge, ein Verfahren, welches sicher als ein berechtigtes angesehen werden muss.

1. Die Weichbastelemente. Die Weichbastelemente führen einen eiweissreichen Schleim und vor allem sind die Siebröhren reich daran. Nach den neuesten Untersuchungen von WILHELM[2]) ist das Innere der Siebröhren von einem körnigen, protoplasmatischen Hüllschlauch ausgekleidet. Die Hüllschläuche der einzelnen Glieder der Siebröhren stehen, indem sie die Poren der Siebplatten durchsetzen, mit einander in Verbindung und umschliessen den erwähnten Schleim. Da derselbe sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, in den Siebröhren bewegen kann, so dürfen diese Organe unzweifelhaft als solche, denen eine Bedeutung für die Stoffwanderung in der Pflanze zukommt, betrachtet werden.[3])[4]) Neben den Eiweissstoffen begegnet man in den Siebröhren, wie vor allem BRIOSI[5]) gezeigt hat, häufig grösseren oder geringeren Amylummengen. Es ist dem genannten Forscher gelungen, die Stärkekörner unter Anwendung künstlichen Druckes durch die Poren der Siebplatten aus einem Siebröhrengliede in ein anderes zu pressen,

[1]) Vergl. SACHS, Flora. 1863. pag. 33.

[2]) Vergl. WILHELM, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen. Leipzig, 1880.

[3]) Nach HARTIG (vergl. botan. Zeitung, 1862, pag. 75 u. 86), soll der Bast die plastischen Stoffe allein nach abwärts, das Holz soll dieselben dagegen allein nach aufwärts leiten. Diese Ansicht ist aber unrichtig, denn thatsächlich bewegen sich plastische Stoffe im Bast sowohl nach abwärts als auch nach aufwärts.

[4]) Es sei noch bemerkt, dass der eiweissreiche Schleim der Weichbastelemente eine alkalische Reaction besitzt, während der Saft aus den Zellen des Parenchyms sauer reagirt. Vergl. SACHS, Botan. Zeitung, 1862, No. 33.

[5]) Vergl. BRIOSI, Botan. Zeitung 1873. pag. 303.

und da das Zustandekommen analoger Erscheinungen in den lebenden Pflanzen nicht ausgeschlossen ist, so werden die Siebröhren mancher Gewächse nicht allein von Wichtigkeit für die Translocation stickstoffhaltiger, sondern ebenso für diejenige stickstofffreier Verbindungen sein. Man darf aber diesem letzteren Verhältniss keine zu allgemeine Bedeutung beimessen, denn WILHELM hat in seiner soeben citirten Abhandlung besonders darauf hingewiesen, dass z. B. die Siebröhren von *Cucurbita Pepo* überhaupt keine Amylumkörner führen, und dass die Stärkekörner in den Siebröhren von *Vitis* entschieden viel zu gross sind, um die Poren der Siebplatten als solche passiren zu können.

2. Das Parenchym des Grundgewebes. Während die Weichbastelemente vor allen Dingen die Fortleitung von Eiweissstoffen in den Pflanzen zu besorgen haben, ist das Parenchym des Grundgewebes unzweifelhaft in erster Linie von Bedeutung für die Translocation stickstofffreier Verbindungen im vegetabilischen Organismus. Die erheblichen Amylum- sowie Glycosemengen, denen man in dem aus ausgewachsenen Zellen bestehenden Parenchym des Grundgewebes begegnet, sind ganz sicher als Substanzen, die sich auf der Wanderung befinden, zu betrachten. Sie strömen den wachsenden Pflanzentheilen aus den Asimilationsorganen oder den Reservestoffbehältern zu und werden im Parenchym in eigenthümlicher Weise fortbewegt, worauf ich im nächsten Paragraphen zurückkomme. Uebrigens darf man sich nicht vorstellen, dass sämmtliche Gewebeformen des Grundgewebes dieselbe Bedeutung für die Translocation stickstofffreier Körper besitzen. Vielmehr treten im Mark- sowie Rindenparenchym nur dann grössere Quantitäten derselben auf, wenn erhebliche Amylum- oder Glycosemengen in den der Stoffwanderung dienenden Organen der Pflanze vorhanden sind. Dagegen ist vor allem das Parenchym, welches die Gefässbündel unmittelbar umgiebt (entweder die einzelnen Bündel, wie z. B. beim Mais, oder das gesammte System der Fibrovasalstränge, wie z. B. bei *Phaseolus*) von Wichtigkeit für die Bewegung stickstofffreier Körper, und man redet daher von einer Stärkescheide[1]) und einer Zuckerscheide[2]).

Mehr, als dies seither geschehen ist, muss darauf Gewicht gelegt werden, dass das Parenchym nicht allein zur Fortleitung stickstofffreier Körper dient, sondern dass dasselbe ebenso nicht ohne Bedeutung für die Translocation stickstoffhaltiger Körper erscheint. Es muss hier vor allem daran erinnert werden, dass die lebendigen Eiweissmoleküle des Plasma in den in Lebensthätigkeit begriffenen Zellen unter allen Umständen in Amidosäuren und Säureamide sowie stickstofffreie Körper zerfallen, und dass dem Asparagin etc. thatsächlich die Fähigkeit zukommt, aus einer Pflanzenzelle in andere überzugehen. Jenes in allen Pflanzenzellen unter normalen Verhältnissen zu Stande kommende Spiel der Zersetzung und der Neubildung der Eiweissstoffe deutet mit Sicherheit darauf hin, dass nicht allein den Weichbastelementen, sondern dass ebenso dem Parenchym eine Bedeutung für die Translocation stickstoffhaltigen Materials zukommt, und in vielen Fällen mag das letztere sogar eine sehr hervorragende Rolle bei dem Zustandekommen der in Rede stehenden Prozesse spielen.

3. Die Milchsaftbehälter. Die Milchsaftbehälter treten in den Pflanzen entweder als Schläuche, d. h. als Zellen von geringer Grösse (*Sambucus*, *Isonandra*), als

---

[1]) Vergl. SACHS, PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. 3. pag. 196.

[2]) Vergl. H. DE VRIES, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 8. pag. 447. Die Function der Zuckerscheide lässt sich insbesondere genau verfolgen, wenn man die Stiele der Rübenblätter als Untersuchungsobjecte verwendet.

vielfach verzweigte, sehr lange Zellen (Euphorbiaceen, Asclepiadeen, Urticaceen) oder als Milchsaftgefässe (Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen) auf. Hier beanspruchen in erster Linie die beiden zuletzt genannten Formen der Milchsaftbehälter unser Interesse, denn der Umstand, dass sie die Orte der Bildung plastischen Materials mit denjenigen des Verbrauchs oder der Ablagerung desselben in Communication setzen, sowie der fernere Umstand, dass die Milchsaftbehälter stickstoffhaltige und stickstofffreie plastische Körper als Inhaltsstoffe führen,[1]) lassen über die Bedeutung der in Rede stehenden Gebilde für die Stoffwanderung in den Gewächsen von vorn herein keinen Zweifel bestehen.

4. Das Holz. Nach den Untersuchungen von SANIO führen die Zellen des Holzkörpers mancher Pflanzen im Winter Stärke. Die Stärke oder andere Substanzen (z. B. Rohrzucker) wandern vor der Ruheperiode in das Holz ein, und sie gehen demselben im Frühjahr, wenn die Knospen der Pflanzen sich entfalten, wieder verloren. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse sowie der Ergebnisse gewisser Untersuchungen HARTIG's[2]) hat schon SACHS mit vollem Recht darauf hingewiesen, dass das Holz als eine Gewebeform betrachtet werden muss, die nicht ohne Bedeutung für die Wanderung plastischer Stoffe in den Gewächsen erscheint.

§ 71. Die Kräfte, welche die Translocation plastischer Stoffe vermitteln. a) Allgemeines. In den Pflanzen sind mannigfaltige Kräfte thätig, um die Bewegung des plastischen Materials herbeizuführen. Diese Kräfte bewirken in vielen Fällen eine Massenbewegung der Bildungsstoffe, aber es würde dennoch die Vorstellung völlig unrichtig sein, als werde der Bildungssaft seiner Gesammtmasse nach in einer geschlossenen Strombahn in den Pflanzen, wie etwa das Blut im thierischen Organismus, fortgeführt. Dass eine solche Anschauung in der That als unhaltbar erscheinen muss, wird sofort klar, wenn man sich z. B. daran erinnert, dass dem Parenchym eine grosse Bedeutung bei der Translocation plastischer Stoffe in den Gewächsen zukommt; denn der Uebertritt eines Körpers aus einer allseitig geschlossenen Zelle in andere wird, wie von vornherein klar ist, vor allem durch Molekularbewegungen der Theilchen der plastischen Stoffe vermittelt, wodurch wenigstens das unmittelbare Zustandekommen von Massenbewegungen ausgeschlossen bleibt.

Versuchen wir es, uns eine genauere Vorstellung über die Natur derjenigen Kräfte zu bilden, welche die Wanderung plastischer Stoffe in den Pflanzen vermitteln, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass das Bildungsmaterial im Organismus der Thallophyten und Muscineen in aller erster Linie auf osmotischem Wege translocirt wird. Aehnliches gilt auch, wie ich dies schon in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen darzulegen versucht habe, für die jungen Keimpflanzen der höheren Gewächse.[3]) In allen diesen Fällen tragen solche Kräfte, welche eine Massenbewegung plastischer Stoffe herbeiführen, wenig zur Fortleitung derselben in den Pflanzen bei, während dagegen derartige Kräfte in dem entwickelteren Organismus der höheren Pflanzen eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen.

b) Die Massenbewegung plastischer Stoffe. Das Zustandekommen

---

[1]) Vergl. die Angaben von WEISS und WIESNER, Botan. Zeitung. 1862, pag. 125.

[2]) Vergl. HARTIG, Botan. Zeitung. 1858, pag. 338.

[3]) Vergl. DETMER, Vergleichende Physiologie d. Keimungsprozesses der Samen, 1880. pag. 345.

von Massenbewegungen plastischer Stoffe im vegetabilischen Organismus lässt sicl vor allem bei genauerer Betrachtung des Verhaltens der Inhaltsstoffe der Sieb röhren sowie der Milchsaftbehälter verfolgen. Durchschneidet man die Stengel theile geeigneter Untersuchungsobjecte, so quillt der proteïnstoffreiche Schleim der Siebröhren, resp. der Milchsaft aus der Wundfläche hervor, und das Ergeb niss dieses einfachen Experimentes beweist wol unzweideutig, dass auch im un versehrten Organismus Kräfte zur Geltung kommen müssen, welche die erwähnter Flüssigkeiten in Bewegung zu versetzen im Stande sind. In der That kanı a priori behauptet werden, dass der Schleim der Siebröhren sowie der Milchsaf in Folge von Krümmungen, welche die Pflanzentheile unter dem Einflusse de bewegten Luft erfahren, durch Temperaturverhältnisse und vor allem durch die eigenthümlichen Gewebespannungsphänomene in ihrer Gesammtmasse in der Pflanzen Massenbewegungen unterliegen. Mit Bezug auf die Bedeutung de Gewebespannung für die Stoffwanderung in den Gewächsen ist namentlich vor Wichtigkeit, dass die erstere in Folge der Wasseraufnahme sowie der Trans pirationsverhältnisse der Pflanzen wesentlichen Schwankungen in ihrer Intensitä erfährt, und dass sie in Folge der eigenthümlichen Organisation der Gewächse keine gleichmässige Vertheilung über den ganzen Pflanzenkörper zeigt. Die jüngsten, im lebhaftesten Wachsthum begriffenen Gewebepartien der Pflanzen sind spannungslos, während die Intensität der Spannung in den ältereren Gewebe massen mehr und mehr zunimmt. Der Inhalt der Siebröhren und Milchsaftbehälter dieser letzteren steht somit unter einem nicht unerheblichen Druck, welcher seinerseits eine Translocation des vorhandenen plastischen Materials nach den spannungslosen Regionen der Pflanzentheile hin vermitteln muss.[1])

Schliesslich sei hier noch erwähnt, dass auch die in den Zellen des Parenchyms in gelöster Form vorhandenen plastischen Stoffe unter Umständen Massenbewegungen im pflanzlichen Organismus erfahren können. Wenn diese Zellen nämlich in den Zustand sehr bedeutenden Turgors gerathen, so liegt offenbar die Möglichkeit vor, dass plastisches Material unter Vermittelung der auf bekannte Weise zu Stande kommenden Druckkräfte aus einer Zelle in eine andere übergeht. Auch Gewebespannungsverhältnisse können Massenbewegungen plastischer Stoffe im Parenchymgewebe herbeiführen.

c) Die Molecularbewegung plastischer Stoffe. Die in den Siebröhren sowie den Milchsaftbehältern vorhandenen plastischen Stoffe werden zwar in erster Linie unter Vermittelung solcher Kräfte, die eine Massenbewegung derselben bedingen, translocirt, aber es muss dennoch hervorgehoben werden, dass Molecularbewegungen ihrer Theilchen für ihre Translocation nicht als völlig bedeutungslos erscheinen. Wenn die Concentration der Milchsäfte oder des Inhaltes der Siebröhren durch irgend welche Verhältnisse Störungen erlitten hat, so müssen Diffusionsströmungen in den erwähnten Flüssigkeiten zur Geltung kommen, es müssen also Phänomene hervortreten, als deren Erfolg Stoffbewegungen anzusehen sind, und als deren Ursachen Molecularbewegungen der Theilchen der plastischen Stoffe selbst betrachtet werden müssen.

Den Molecularbewegungen der plastischen Stoffe ist aber vor allem eine sehr grosse Bedeutung beizumessen, wenn es sich darum handelt, die Ursachen der

---

[1]) Vergl. SACHS, Handbuch der Pflanzenphysiologie, pag. 392 und KRAUS, Botan. Zeitung 1867.

Stoffbewegungen im Parenchym festzustellen; denn das Bildungsmaterial geht in diesem Falle in erster Linie auf osmotischem Wege aus einer allseitig geschlossenen Zelle in andere über.

Früher hat man bei der Behandlung der hier speciell zu beleuchtenden Fragen fast ausschliesslich Rücksicht auf die Permeabilität der Cellulosemembranen der Zellen für die vorhandenen plastischen Inhaltsstoffe derselben genommen, während es heute als unerlässlich erscheint, daneben ebenso das eigenthümliche Verhalten der Hautschicht des Plasma bei dem Zustandekommen osmotischer Vorgänge mit in den Kreis der Betrachtung hereinzuziehen. Es erwächst daraus die absolut nothwendige, nicht von der Hand zu weisende Forderung, dass nur solche plastische Stoffe auf osmotischem Wege aus einer geschlossenen lebensthätigen Zelle in benachbarte Zellen überzugehen vermögen, welche im Stande sind, sowol das Hyaloplasma als auch die Cellulosemembran der Zellen zu passiren.

Ueber das eigenthümliche Verhalten des Hyaloplasma sowie der Cellulosemembran der Pflanzenzellen bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse habe ich mich bereits in § 30 ausgesprochen. Hier sei zunächst hervorgehoben, dass **die Translocation stickstoffhaltiger** plastischer Stoffe im Parenchym in relativ einfacher Weise zu Stande kommt, denn obgleich die Proteïnstoffe als solche, mögen sie in wässeriger, alkalischer oder saurer Lösung vorhanden sein, nach meinen Untersuchungen nicht im Stande sind, von Zelle zu Zelle zu wandern,[1]) weil sie weder das Hyaloplasma noch die Zellmembran zu passiren vermögen, so sind doch die in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma entstandenen Säureamide und Amidosäuren translocationsfähig.[2])

Mit Bezug auf die Wanderung stickstofffreier plastischer Stoffe im Parenchym beansprucht vor allem das Verhalten der Kohlehydrate unser Interesse. Die Bewegung der in Rede stehenden Stoffe in dem vegetabilischen Organismus macht sich in augenfälligster Weise bei dem Verlaufe des Keimungsprozesses sowie bei der Ausbildung der Früchte geltend, und es ist gewiss als eine beachtenswerthe Thatsache anzusehen, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle reichliche Stärkemengen in den die plastischen Stoffe leitenden Parenchymgeweben auftreten.

Es ist von vornherein klar, dass die Stärkekörner als solide Gebilde nicht im Stande sind, aus einer geschlossenen Zelle in benachbarte Zellen überzugehen. Aber die Ergebnisse meiner Untersuchungen sowie diejenigen anderer Beobachter haben auch zu dem Resultat geführt, dass gewissen leicht in Wasser löslichen Kohlehydraten, die thatsächlich in Pflanzengeweben vorkommen, (Rohrzucker, Glycose etc.) ebensowenig die Fähigkeit zukommt, auf osmotischem Wege aus einer lebensthätigen Zelle in andere Zellen zu wandern.[3]) Diese Erscheinung

---

[1]) Vergl. DETMER, WOLLNY's Forschungen, Bd. 2. Hft. 3.

[2]) Es sei hier erwähnt, dass nach dem Gesagten auch die Eiweissstoffe, welche z. B. in den Siebröhren translocirt worden sind, natürlich nicht als solche in benachbarte Zellen übertreten können. Man hat sich daher vorzustellen, dass die Säureamide sowie Amidosäuren, die in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten des Plasmas des Hüllschlauches der Siebröhren entstehen, die Translocation der stickstoffhaltigen Körper vermitteln, während die Proteïnstoffe des von dem Hüllschlauche umschlossenen Schleimes zur Erzeugung neuer Lebenseinheiten des ersteren in Anspruch genommen werden.

[3]) Vergl. DETMER, Journal f. Landwirthschaft. 1879, pag 381.

findet ihre Erklärung in dem Unvermögen der genannten Körper, das Hyaloplasma zu passiren, und es lässt sich in der That leicht zeigen, wie das bereits an anderer Stelle hervorgehoben worden ist, dass z. B zuckerreiche Früchte oder Keimpflanzen, die unter Wasser gebracht sind, keine Glycose an dasselbe abgeben.

Nach alledem werden wir zu der Annahme gedrängt, dass aus jenen stickstofffreien Stoffen, die in den Pflanzen translocirt werden sollen, eine Substanz entsteht, über deren chemische Natur wir nicht unterrichtet sind, welcher aber nothwendigerweise die Fähigkeit zukommen muss, die Cellulosemembran sowie das Hyaloplasma passiren zu können. Es ist höchst wahrscheinlich, dass das Amylum, welches translocirt werden soll, zunächst unter Vermittelung der Diastase das Material zur Bildung von Glycose liefert. Diese letztere geht dann in jene Substanz unbekannter Natur, welche für das Zustandekommen des Translocationsprozesses stickstofffreier Verbindungen unentbehrlich ist, über, und sie kann nach ihrem Uebertritt aus einer Zelle in andere aufs Neue zur Bildung von Glycose oder Stärke Verwendung finden. Somit erklärt sich das Auftreten transitorischer Stärkekörner und Glycosemengen in den leitenden Partieen des Parenchym, trotzdem die genannten Körper nicht im Stande sind, als solche von Zelle zu Zelle zu wandern, wenn man nur daran festhält, dass die Substanz unbekannter Natur, die für das Zustandekommen der Translocation der Kohlehydrate durchaus unentbehrlich ist, nach erfolgter Bewegung aus einer Zelle in andere, aufs Neue das Material zur Stärke- oder Glycosebildung liefern kann, und wenn man ferner von der Vorstellung ausgeht, dass der Verbrauch der Kohlehydrate in den leitenden Gewebepartien in geringerem Maasse erfolgt, als dieselben dem Parenchymgewebe zugeführt werden.

Es ist sehr beachtenswerth, dass die Entstehung transitorischer Stärkekörner — und die Bildung von Amylumkörnern in nicht assimilirenden Pflanzentheilen überhaupt — keineswegs an beliebigen Stellen des Plasma der Zellen erfolgen kann. Die Untersuchungen von SCHIMPER[1]) haben vielmehr ergeben, dass im Plasma eigenthümliche lichtbrechende Körperchen von gewöhnlich kugeliger oder spindelförmiger Gestalt auftreten, und dass die Stärkebildung allein in diesen protoplasmatischen Gebilden zu Stande kommt. Diese »Stärkebildner« sind den Chlorophyllkörnern sehr ähnlich gebaut; sie unterscheiden sich aber natürlich insofern wesentlich von diesen letzteren, als sie keinen grünen Farbstoff führen. Die Entstehung des Amylums in den Stärkebildnern ist daher nur auf Kosten bereits vorhandenen organischen Materials möglich. Sehr wahrscheinlich dürfte es übrigens sein, dass die organische Substanz, welche einerseits in den Chlorophyllkörnern und ebenso andererseits in den Stärkebildnern zur Amylumbildung Verwendung findet, dieselbe Natur besitzt. In den Chlorophyllkörnern wird dieses organische Material aber durch Assimilation producirt, während dasselbe den Stärkebildnern zugeführt werden muss. Es sei hier noch bemerkt, dass die meisten Stärkebildner nach SCHIMPER's Untersuchungen durch einen Ergrünungsprozess in Chlorophyllkörner übergehen können,[2]) und dass viele Chlorophyllkörper neben ihrer assimilatorischen Thätigkeit auch die Function der Stärkebildner zu übernehmen vermögen, also im Stande sind, nicht nur auf Kosten

[1]) Vergl. SCHIMPER, Botan. Zeitung. 1880. No. 52.

[2]) Einige Stärkebildner, sogar wenn dieselben ihre ganze Entwicklung im Licht durchmachen, sind nicht im Stande, sich in Chlorophyllkörner umzuwandeln. Derartig verhalten sich z. B. die Stärkebildner in den Epidermiszellen von *Philodendron* und *Phajus*.

selbst erzeugten, sondern ebenso auf Kosten bereits vorhandenen, in der Pflanze auf der Wanderung befindlichen organischen Materials Amylumkörner zu erzeugen.

Während in allen Zellen des Parenchyms, welches zwischen den Entstehungs-, Ablagerungs- und Verbrauchsorte plastischer Stoffe vorhanden ist, und welchem daher in erster Linie eine Bedeutung bei dem Prozesse der Stoffwanderung zukommt, mehr oder minder reichliche Quantitäten transitorischer Stärke oder Glycose nicht fehlen, sind diese Stoffe niemals in den allerjüngsten, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen der Vegetationspunkte oder des Cambium nachzuweisen.

Dies Phänomen, welches allerdings auf den ersten Blick schwer verständlich erscheint, kommt, wovon man sich bei einiger Ueberlegung leicht überzeugen wird, dadurch zu Stande, dass der Verbrauch plastischen Materials in den Zellen der Vegetationspunkte und des Cambium ein sehr erheblicher ist. Die Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma erfolgt in diesen Zellen unzweifelhaft mit grosser Energie, so dass das zuströmende stickstofffreie Material in erheblichen Quantitäten für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration in Anspruch genommen wird und sich in Folge dessen nicht in Form transitorischer Stärke oder Glycose anhäufen kann.

Im Anschluss an das Gesagte erscheint es nothwendig, der Frage unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden, welche Grundursachen die fortdauernd zur Geltung kommende Bewegung der in den Parenchymgeweben der Pflanzen vorhandenen plastischen Stoffe veranlassen. Bei der Beantwortung dieser Frage müssen wir vor allem davon ausgehen, dass in den lebensthätigen Zellen der Pflanzen fortwährend ein Verbrauch plastischen Materials erfolgt, sei es, dass bestimmte Stoffe zur Ablagerung in Reservestoffbehältern gelangen, sei es, dass sie für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration Verwendung finden. Somit ist klar, dass das Material, welches die Wanderung plastischer Stoffe in den Gewächsen vermittelt, den Zellen der Verbrauchsorte als solches verloren geht, und damit ist die Bedingung für das Zustandekommen osmotischer Erscheinungen gegeben.

Die Thatsache, dass sich die plastischen Stoffe in den Pflanzen in bestimmter Richtung bewegen, und dass in gewissen Organen oder Gewebepartien eine besonders lebhafte Verarbeitung des Bildungsmaterials erfolgt, bedarf aber einer besonderen Erklärung. Wenn z. B. in den Kartoffelknollen reichliche Stärkemengen, in den Rübenwurzeln grosse Rohrzuckerquantitäten und in manchen Früchten viel Glycose angehäuft wird, so setzt dies voraus, dass in den erwähnten Organen chemische Kräfte thätig sind, welche die Ueberführung derjenigen Substanz, welche die Translocation stickstofffreier Stoffe vermittelt, in Amylum, Rohrzucker und Glycose leicht zu bewerkstelligen im Stande sind. Dadurch geht jene Substanz von hypothetischer Natur ihres osmotischen Gegendrucks in den Zellen der erwähnten Organe verlustig; osmotische Prozesse können sich aufs Neue geltend machen, und man sieht also, dass die in bestimmten Pflanzentheilen stattfindende Stoffaccumulation die Bewegung des plastischen Materials nach bestimmter Richtung hin zur Folge haben muss.[1])

[1]) Wichtig ist für das Verständniss der hier berührten Erscheinungen die Thatsache, dass manche im Zellsaft lösliche Körper (z. B. Rohrzucker und Glycose), die eine Accumulation in bestimmten Organen erfahren, nicht im Stande sind, die Hautschicht des Plasma als solche zu passiren.

Im genauesten Zusammenhange mit den soeben berührten Verhältnissen steht auch die Frage nach den Ursachen, welche es bedingen, dass bestimmten Gewebepartien für die Translocation gewisser plastischer Stoffe gerade eine besondere Bedeutung zukommt. Wenn Amylum und Glycose z. B. in besonders reichlichen Quantitäten in der Stärke- resp. Zuckerscheide angetroffen werden, so kann diese Erscheinung ihre Ursache darin haben, dass die Stärke- und Zuckeraccumulation in den Zellen derselben mit besonderer Leichtigkeit erfolgt. Es ist aber auch möglich, dass Amylum sowie Glycose deshalb in bestimmten Gewebepartieen in erheblicheren Mengen als in anderen auftreten, weil die Zellen derselben die osmotische Bewegung des die Translocation der Kohlehydrate vermittelnden Körpers unbekannter Natur vorzüglich leicht zulassen, und eventuell können sich die beiden hier erwähnten Momente bei dem Zustandekommen der Stoffwanderung in der Pflanze nebeneinander geltend machen.[1])

[1]) Man vergl. auch über die hier berührten Verhältnisse H. de Vries, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 8. pag. 441 u. 446.

Die Algen im weitesten Sinne.

Von

P. Falkenberg.

Einleitung.

Die Stellung der Algen im natürlichen System und das System der Algen.

Die niedrigste Entwicklungsstufe pflanzlicher Organisation wird repräsentirt durch die Klasse der Thallophyten, d. h. durch diejenigen Gewächse, bei denen der vegetative Körper noch gar keine Differenzirung in Stamm und Blatt erkennen lässt oder bei denen, wenn eine Gliederung bereits vorhanden ist, die seitlichen Ausgliederungen doch immer noch mehr oder weniger streng den Charakter der tragenden Achse wiederholen.

Algen, Pilze und Flechten waren die drei grossen Gruppen von Pflanzen, welche nach der Anschauungsweise der ersten beiden Drittel unseres Jahrhunderts gleichwertig zur Bildung der Thallophytenklasse zusammentraten. Erst mit dem Jahre 1866 begann eine Bewegung gegen die systematische Gleichstellung dieser drei Gruppen sich geltend zu machen, eine Bewegung, deren verschiedene Stationen durch Publikationen von DE BARY, SCHWENDENER, FAMINTZIN und BARANETZKI, REES, BORNET und STAHL bezeichnet werden; sie endete mit dem Nachweis, dass die Flechten keine selbständigen systematisch individualisirten Gewächse sind, sondern dass ihr Körper zu Stande kommt durch die innige Vereinigung von Pilzen aus der Klasse der Ascomyceten mit gewissen niederen Algenformen, und dass Pilz und Alge im Flechtenthallus in dem Verhältniss von Parasit und Nährpflanze zu einander stehen. Der einzelne Pilz und die Alge, die im Flechtenthallus mit einander vereinigt sind, bringen somit bereits auf das schärfste den Gegensatz in dem biologischen Verhalten zum Ausdruck, auf dessen leicht constatirbarer Existenz die althergebrachte Gegenüberstellung von Pilzen und Algen beruht. Denn nur ein Merkmal physiologischer Natur ist es, mittelst dessen man die beiden grossen Thallophytengruppen, die nach der constatirten Unselbständigkeit der Flechten allein übrig blieben, scharf charakterisirte. Während die Pilze mit ihrer Ernährung auf die Existenz anderer Organismen angewiesen sind, aus deren lebenden oder abgestorbenen Körpern sie als Parasiten oder Saprophyten die organischen Stoffe für ihre eigene Ernährung direkt entnehmen, besitzen die Algen die Fähigkeit, mit Hilfe des in ihnen vorhandenen Chlorophylls und der Surrogate desselben anorganische Stoffe in die organischen Verbindungen überzuführen, deren sie zum Leben benöthigt sind.

COHN war der Erste, der im Jahre 1872 durch die Aufstellung seines Krypto-

gamensystems[1]), öffentlich gegen die Anschauungsweise protestirte, welche die Form der Ernährungsweise zur Grundlage für die Constatirung natürlicher Verwandtschaftsverhältnisse wählte. Mit Recht forderte er auch für die natürliche Systematik der Thallophyten die Innehaltung desselben Prinzipes, das in Bezug auf die höheren Gewächse längst adoptirt worden war, — dass nämlich die Gesammtheit der morphologischen Merkmale zur Begründung natürlicher Verwandtschaftsverhältnisse herangezogen werden müsse. Wie bei den Phanerogamen parasitisch und saprophytisch lebende Gattungen und Arten nicht zu einer selbständigen, abgesonderten Gruppe vereinigt sind, die einzelnen Formen vielmehr da unter die übrigen Phanerogamen, wo sie ihrem Bau und ihrer Entwicklungsweise nach hingehören, eingeordnet sind, so lag es nun nahe zu versuchen, ob man nicht auch die Pilze oder wenigstens einzelne Gruppen derselben zwischen die Algen einreihen könnte, zumal man aus früheren Untersuchungen bereits wusste, dass manche morphologische Verhältnisse in ähnlicher Weise sich bei Gliedern beider Hauptgruppen wiederholen. COHN suchte selbst seiner Forderung gerecht zu werden, indem er die Thallophyten zu einer grösseren Anzahl von Ordnungen zusammenstellte[2]), die — nach morphologischen Gesichtspunkten gebildet — zum Theil Algen und Pilze neben einander enthielten, während andere nur aus Gliedern der einen oder der andern Gruppe bestanden. Noch weiter in dieser Richtung ging SACHS in seinem Lehrbuche (4. Aufl., pag. 248.). Die vielfach noch unbekannte oder zum Theil auch vielleicht anderer Deutung fähige Art der Befruchtung und Fruchtbildung zu Grunde legend, schuf er vier grössere Klassen, deren jede Pilze und Algen neben einander in sich vereinigte. Indem er aber diese vier Klassen lediglich auf sexuelle Charaktere begründete, ohne den anderen Merkmalen Rechnung zu tragen, nahm er seinem System den Charakter eines natürlichen Systems: im Prinzip ähnlich dem System LINNÉ's, riss es wie dieses nächstverwandte Formen auseinander und stellte andererseits gar heterogene Wesen unmittelbar neben einander.

Neben den Versuchen COHN's und SACHS', durch Aufstellung ihrer Systeme der schroffen Gegenüberstellung von Algen und Pilzen den Boden zu entziehen verlor die entgegengesetzte Anschauungsweise, die in den beiden grossen Thallophytengruppen zwei selbständige Verwandtschaftskreise erblickte, niemals ihre Geltung und dieser Anschauungsweise, die in den Thallophytensystemen von FISCHER, EICHLER und WINTER vertreten wurde, hat neuerdings auch DE BARY[3]) Ausdruck gegeben. DE BARY giebt zu, dass einzelne Pilzgruppen isolirt betrachtet ohne grossen Zwang mit gewissen Algengruppen vereinigt werden **können**, er constatirt aber auch, dass — mit Ausschluss der Schleimpilze (Myxomyceten und der Spaltpilze (Schizomyceten), alle diejenigen Formen, welche ehedem ihrer Lebensweise wegen als Pilze zusammengefasst wurden, in der That auch auf Grund der morphologischen Verhältnisse sich als Glieder einer einzigen natürlichen Entwicklungsreihe erweisen. Bei dem annähernd parallelen Verlauf, welchen die Steigerung der gesammten Organisation sowol bei den Pilzen wie

1) COHN, Conspect. Fam. cryptogam. sec. method. nat. dispositarum. Hedwigia 1872. No. 2 pag. 17.

2) l. c. und später modificirt in Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1879, pag. 279.

3) DE BARY, Zur Systematik d. Thallophyten. (Bot. Zeit. 1881. pag. 1.) — FISCHER, [illegible] Aufl. IV, pag. 248. EICHLER, Syllabus der Vorlesungen üb. spec. u. medic. pharm. Botanik 1880. WINTER, [illegible] nat. Syst. d. Thallophyten. Hedwigia 1879. pag. 1.

den Algen nimmt, ist es nur natürlich, dass gewisse Verhältnisse, die bei den Algen auftreten, sich auch bei einzelnen Gliedern der Pilzreihe wiederholen. Wenn man aber auf Grund dieser Aehnlichkeiten die betreffenden Pilzgruppen den Algen einreihen wollte, so würde der natürliche Zusammenhang zwischen den übrigbleibenden Pilzgruppen zerstört werden. Man würde eben, um Verwandtschaftsverhältnisse zu statuiren, die zweifelhaft sind, unzweifelhaft natürliche Verbindungen zerreissen.

Wenn es bei der getrennten Beibehaltung der beiden grossen Thallophytengruppen im ersten Augenblick den Anschein haben könnte, als sei man auf den von COHN angegriffenen Standpunkt zurückgekehrt, so liegt doch im Gegentheil ein wesentlicher Fortschritt gegen die ältere Auffassungsweise darin, dass die Pilze nicht mehr wie früher als einheitliches Ganze den Algen gegenübergestellt werden, sondern dass an Stelle der einen Klasse drei selbständigeThallophytenreihen getreten sind: Myxomyceten, Schizomyceten und Pilze im engeren Sinne. — Und eine ähnliche Spaltung erweist sich als nothwendig für die Algen.

Die Frage »was sind Algen?« hat lange Zeit hindurch keine befriedigende Beantwortung gefunden. Die älteren Autoren, denen man die grob-systematische Bearbeitung des Algengebietes verdankt, wie HARVEY, KÜTZING, AGARDH[1]), hatten sehr wohl die Unmöglichkeit erkannt, eine Definition des Begriffes »Algen« zu geben und sich deshalb auf die Aufzählung der Formen beschränkt, aus denen sich ihrer Ansicht nach die Klasse der Algen zusamensetzte. Bei dem Umfang, den man dieser Klasse gab, lag es in der Natur der in ihr vereinigten Pflanzen begründet, dass sich gemeinsame Charaktere nicht auffinden liessen und eine Definirung der »Algen« unmöglich gemacht wurde. In den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der letzten dreissig Jahre haben namentlich BRAUN, DE BARY, COHN, NAEGELI, PRINGSHEIM, BORNET und THURET eine solche Fülle der verschiedensten morphologischen Momente zu Tage gefördert, dass die Unnatürlichkeit einer Algenklasse in ihrem alten Umfang mit jedem Jahre deutlicher hervortrat. Man versuchte zwar noch durch die Bezeichnung der Algen als »chlorophyllhaltige Thallophyten« über die in dieser Klasse zusammengefassten Pflanzen den Schein innerer Zusammengehörigkeit auszubreiten, aber das einzige Merkmal, welches die ganze Klasse charakterisirt, ist doch nur die selbständige Ernährungsweise der Algen auf Grund der Assimilation. Sobald man diesem Merkmal einen systematischen Werth nicht mehr zuerkennt, und damit das einzige Band löst, das die Algen als ein einheitliches Ganze zusammenhält, zerfällt die alte Algenklasse in eine Anzahl sehr verschiedener kleinerer Gruppen. Aber diese kleineren Gruppen, durch morphologische Charaktere scharf charakterisirt und eine jede für sich von einheitlichen Entwicklungsgesetzen beherrscht, haben den Vorzug, dass sie zweifellos natürliche Verwandtschaftskreise repräsentiren.

Aus dem Rahmen der Algen lassen sich zunächst die beiden sehr charakteristischen Ordnungen der Diatomaceen und der Schizophyceen zwanglos herauslösen. Während der Bau der ersteren so eigenthümlich ist, dass dieselben nicht wohl irgend wie mit andern Pflanzen vereinigt werden können, zeigen die Schizophyceen oder Phycochromaceen so grosse Uebereinstimmung mit den Schizomyceten oder Spaltpilzen, dass man die Vereinigung beider Gruppen zu der einen Ordnung

---

[1]) HARVEY, Manual of the British Algae, London 1841. — KÜTZING, Phycologia generalis Anat. Physiol. u. Systemkunde der Tange Leipzig 1843; — Species algarum, Leipzig 1849. — J. G. AGARDH, Spec. gen. et ordines Algarum, Lond. 1848—1880.

der Schizophyten hat vorschlagen können. Einen scharfbegrenzten Verwandtschaftskreis bilden, ferner die Florideen und wenn dieselben auch mit Hilfe von Deutungen und Hypothesen dem Hauptstamm der Algen angegliedert werden können so trennt sie doch in der gegenwärtigen Erdepoche von den letzteren eine Kluft, die breit genug ist, um die selbständige Stellung der Florideen, die schon aus praktischen Gründen geboten erscheint, auch theoretisch rechtfertigen zu können. — Nach der Isolirung der Diatomaceen, Schizophyceen und Florideen bleibt eine sehr formenreiche Gruppe von chlorophyllhaltigen Thallophyten übrig, welche aus den Chlorophyceen und Melanophyceen gebildet wird und auf welche der Name »Algen« in Zukunft mit demselben Recht eingeschränkt werden darf, mit dem man die Bezeichnung »Pilze« auf einen enger umgrenzten Formenkreis concentrirt hat.

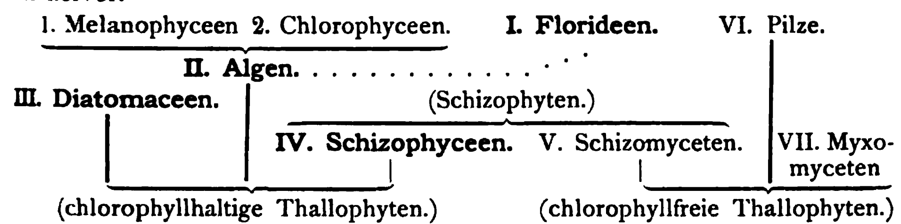
Im Gegensatz zu den chlorophyllfreien Thallophyten, welche durch die Zersetzungs- und Gährungserscheinungen, die sie hervorrufen und begleiten, durch ihre Beziehungen zu contagiösen Krankheiten, durch den Schaden, den sie dem Ackerbau zufügen, in die wichtigsten Interessen des täglichen Lebens hineingreifen, ist die direkte Bedeutung der chlorophyllhaltigen Thallophyten für den Menschen eine sehr geringe. Ihre Verwendung als Nahrungsmittel, als Dungmittel oder zu technischen Zwecken findet nur in beschränktesten Verhältnissen und im wesentlichen nur bei wenigen Meeresalgen statt; den landschaftlichen Charakter einer Flora beeinflussen sie nicht, da die meisten Formen im Wasser untergetaucht leben und die wenigen Arten, welche ausserhalb desselben vorkommen, die sogen. Luftalgen bei aller Massenhaftigkeit ihrer Individuenzahl in Folge ihrer fast mikroskopischen Kleinheit wenig ins Auge fallen.

Wenn die chlorophyllhaltigen Thallophyten oder Algen im weitesten Sinne, deren alleiniger Betrachtung dieser Abschnitt des Handbuches bestimmt ist, trotzdem immer und immer wieder zum Gegenstand erneuter und eingehender Forschungen gemacht werden, so geschieht es wegen des rein wissenschaftlichen Interesses, welches sie ihrer systematischen Stellung wegen in eminenter Weise beanspruchen.

Während man in einer früheren Periode wissenschaftlicher Forschung den Begriff »Verwandtschaft« in der Systematik als gleichbedeutend mit Formenverwandtschaft oder äusserer Aehnlichkeit gefasst hatte und sich damit begnügte, äusserlich mehr oder minder übereinstimmende Gruppen von Organismen im System gleichwerthig neben einander zu stellen, hat man unter dem Einfluss der Descendenztheorie dem Begriff »Verwandtschaft« den vollen Sinn echter Blutsverwandtschaft beigelegt, wie dieselbe auf der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren beruht; demgemäss verlangt man von dem natürlichen System, dass es nicht mehr eine willkürliche Aneinanderreihung grösserer Gruppen von äusserlich mehr oder weniger übereinstimmenden Organismen biete, sondern in möglichst getreuer Wiedergabe ein Bild von dem Stammbaum der Organismen geben soll. Wenn nun auch über die Stellung der grossen Hauptgruppen der Pflanzen in dem Stammbaum kein Zweifel mehr herrschen kann, und wenn diejenige Auffassung, welche in den Thallophyten nicht nur die niedrigst organisirten, sondern auch die ältesten Pflanzen erblickt, aus denen sich später in steigender Vervollkommnung die Archegoniaten und die Blüthenpflanzen entwickelt haben, auch in dem successiven Auftreten ihrer fossilen Reste eine Unterstützung findet, — so hat doch die Eintragung des Details in den seinen Hauptumrissen nach bekannten Stammbaum seine grossen Schwierigkeiten. Und wenn eine sogen. natürliche Anordnung

sobald es sich um ein Eingehen auf kleinere Verwandtschaftskreise handelt, immer in ihren einzelnen Ausführungen discutabel sein wird, so stellen sich einer befriedigenden Lösung speciell für die Gruppirung der Thallophyten noch besondere Schwierigkeiten in den Weg. Der Stammbaum der Thallophyten verhält sich, wenn ein Vergleich gestattet ist, ähnlich den Torfmoosen, deren Stamm am Gipfel weiterwachsend sich verzweigt, während sein unteres Ende dem Verwesungsprocess anheim gefallen ist; greifen wir in einen Rasen hinein, so ziehen wir wohl eine Anzahl isolirter Aeste heraus, — aber in welcher Weise sich ihre unteren Enden einstmals aneinandergesetzt haben, und ob sie sich jemals alle zu einem Hauptstamm vereinigt haben — das lässt sich nicht mehr nachweisen.

Versuchen wir es, die sieben vorher erwähnten, scharf umgrenzten Verwandtschaftskreise, in welche die Thallophyten sich aufgelöst haben, nachdem die Unhaltbarkeit der Klassen der Algen und der Pilze in ihrem alten Umfange anerkannt worden ist, nach Art eines Stammbaumes in eine Tabelle zu ordnen, so tritt der Mangel eines befriedigenden Abschlusses nach unten hin scharf hervor.



Jede der sieben Gruppen umschliesst Pflanzen, welche den Typus des Verwandtschaftskreises, dem sie angehören, höher oder niedriger entwickelt zum Ausdruck bringen, so dass innerhalb jeder Gruppe die Gattungen sich zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Reihe ordnen lassen, welche unten mit den niedrigst organisirten Gliedern beginnend zu höher organisirten Formen allmählich aufsteigt. Der Entwicklungsgrad, den die Gesammtorganisation bei den am höchsten stehenden Gliedern einer Reihe erreicht hat, ist massgebend für die höhere oder niedrigere Stellung ihres Namens in der vorstehenden Tabelle.

Innerhalb des Rahmens der letzteren setzt sich von den sieben natürlichen Verwandtschaftsreihen nur der Florideen-Ast vielleicht mit einiger Wahrscheinlichkeit an die Algen an. Fragen wir nach dem etwaigen Zusammenhang zwischen den sechs anderen Reihen, welche in der Tabelle nach unten blind endigen, so ist zunächst schon vorher auf die Möglichkeit hingewiesen, die Schizophyceen und die Schizomyceten als Zweige eines Astes, der Schizophyten, zu betrachten. In den beiden Hauptreihen der Algen und Pilze endlich finden sich zwischen ihren niedrigst organisirten Gliedern Aehnlichkeiten, welche auf eine wahrscheinliche Abstammung dieser von gemeinsamen Vorfahren hindeuten. Für weitere Anschlüsse der unteren Enden der übrigen Verwandtschaftsreihen fehlt jeder Anhalt, so dass der Stammbaum der Thallophyten, so weit er sich nach abwärts verfolgen lässt, im besten Falle sich auf vier isolirte Aeste zusammenzieht — Diatomeen; Algen und Pilze; Schizophyten; Myxomyceten — über deren gegenseitige Beziehungen wir zur Zeit völlig im Unklaren sind.

Wo der Stammbaum der höheren Organismen solche Lücken zeigt wie das untere Ende des Thallophytenstammes, da bietet sich bei jenen immer noch die

Möglichkeit, zur Ausfüllung dieser Lücken auf die ausgestorbenen Formen von Organismen zurückzugreifen, wie sie aus früheren Entwicklungsperioden unserer Erde im fossilen Zustande uns übermittelt worden sind. Aber für die Erkenntniss von Uebergangsformen, welche vermittelnd zwischen die unteren Enden der Thallophytenzweige eingeschaltet werden könnten, lassen uns auch jene Beweismittel im Stich.

Die ältesten pflanzlichen Reste, welche bekannt sind, stammen freilich von Algen her, a[illegible] sie gehören — soweit sich das überhaupt noch ermitteln lässt — zu höchstorganisirten Alg[illegible] Gerade von den auf den untersten Stufen der Organisation stehenden Formen, auf die es [illegible] die Ergänzung der Reihen im Stammbaum der Thallophyten ankommt, scheint jede Spur ve[illegible] loren gegangen zu sein. Und selbst wenn sie noch aufgefunden werden sollten, so würde [illegible] Kenntniss ihrer Form für uns ziemlich werthlos sein, so lange wir nichts über ihren Entwicklungs- gang wissen, und auf Klarlegung des letzteren müssen wir wol ein- für allemal verzichten. — Dass überhaupt so wenig fossile Thallophyten uns erhalten sind, mag sich neben der Kleinheit der betreffenden Organismen daraus erklären, dass die Zartheit ihres Thallus ihrer Ueberführung in den fossilen Zustand erschwerend im Wege gestanden hat. — Von ausgestorbenen Algenarten haben sich erkennbar nur solche fossil erhalten, welche aus compacten Gewebemassen bestanden (Fucaceen), oder solche, welche wie die Diatomeen und wie die Corallineen und manche Siphoneen durch die Einlagerung oder Auflagerung von Kieselsäure und Kalk schon bei Lebzeiten ein [illegible] Skelett aus unorganischer Substanz gebildet hatten.

Da die Thallophyten die niedrigst organisirten Repräsentanten pflanzlichen Lebens umschliessen, so hat man es versucht sie in Beziehung zu setzen mit den auf unterster Entwicklungs-Stufe stehenden Formen thierischer Organisation. Manche ihrer am tiefsten stehenden Gruppen haben in Folge dessen längere oder kürzere Zeit der Klasse der Protisten angehört, welche man für diejenigen Organismen geschaffen hatte, bei denen weder die thierische noch die pflanzliche Natur scharf ausgeprägt war, und welche — als auf der Grenze zwischen Thier und Pflanze stehende Wesen — zeitweilig in gleicher Weise von Seiten der Botaniker wie der Zoologen für sich in Anspruch genommen wurden. Doch ist — von Seiten der Botaniker wenigstens — die Grenze durch das Gebiet der Protisten nach und nach derart festgestellt, dass die Diatomaceen, Myxomyceten, Schizomyceten und namentlich auch die Volvocineen dem Pflanzenreich einverleibt worden sind.

Während die Wurzel des Thallophytenstammes in einem Nebel von mehr oder weniger kühnen Hypothesen sich verbirgt, kann man für den Anschluss der Thallophyten nach oben hin auf entwicklungsgeschichtliche Thatsachen sich stützen. Es ist danach wol gegenwärtig zweifellos anerkannt, dass unter den Thallophyten allein die Algen im engeren Sinn und zwar speciell die Unterklasse der Chlorophyceen als Ausgangspunkt angesehen werden muss für den Hauptstamm der gesammten höheren Pflanzen, der durch die Vermittelung der Archegoniaten sich bis den Blüthenpflanzen hin fortsetzt und in den letzteren seinen gegenwärtigen Abschluss und den Höhepunkt pflanzlicher Organisation erreicht. — Für die einheitliche Auffassung dieses Hauptstammes würden die Algen selbst dann nicht an Bedeutung verlieren, wenn wir auch annehmen wollten, dass die jetzt lebenden Algen nicht als die direkten Vorfahren der Archegoniaten und der Blüthenpflanzen betrachtet werden dürften, sondern nur als die Nachkommen ausgestorbener Pflanzenformen welche gleichzeitig die Ureltern für die Algen sowohl wie für die Archegoniaten darstellten. Denn immer werden wir doch die Algen als die am wenigsten veränderten Nachkommen der gemeinsamen Ureltern betrachten müssen, die in ihrer Gesammtentwicklung den Charakter jener ausgestorbenen Urformen am meisten bewahrt haben und damit wenigstens ein annähernd ähnliches Bild der

selben bis in die Welt der jetzt lebenden Organismen hinein gerettet haben. Für die Annahme, dass gerade die Algen — wenn sie nicht selbst die Ureltern der höheren Pflanzen sind — die Charaktere der Ureltern am erkennbarsten bewahrt haben, spricht der Umstand, dass für die mannigfachsten Verhältnisse, die uns bei den höheren Pflanzen in vollkommenster Weise entwickelt entgegentreten, primitive Urstadien derselben sich bei den Algen und zwar unter allen Thallophyten nur bei diesen nachweisen lassen.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Thallophyten hat der Pflanzenkörper die Form des Thallus noch nicht überschritten und diesem Umstande verdankt ja die ganze Klasse ihren Namen. Aber wie die thallodische Körperform nicht auf die Thallophyten allein eingeschränkt ist, sondern noch in gewissen Familien der Archegoniaten die vorherrschende ist und vereinzelt auch bei den Blüthenpflanzen auftritt, so giebt es umgekehrt Fälle, wo die Gliederung des Pflanzenkörpers, die bei den höheren Gewächsen typisch zur scharfen Differenzirung von Stengel und Blatt geführt hat, bereits innerhalb der Thallophyten und zwar ausgeprägt nur bei den Algen im engern Sinne zur Bildung beblätterter Sprosse führt.

Die am weitesten durchgeführte Gliederung des Thallus, die bereits vollständig den Charakter der Gliederung bei höheren Pflanzen trägt, kommt wol bei einigen Species der Melanophyceen-Gattung *Sargassum* vor, deren flache seitliche Triebe nicht nur in der acropetalen Entstehungsweise unter Einhaltung constanter Divergenzwinkel, sondern auch in ihrer äussern Form den Phanerogamen-Blättern entsprechen und die aus ihren Achseln die auf besonderen Inflorescenzästen vereinigten Fructifikationsorgane entwickeln. In der Chlorophyceen-Gattung *Caulerpa* tritt der Thallus als kriechendes Rhizom auf, das auf seiner unteren Seite Büschel von Wurzelhaaren trägt, während auf der oberen Seite eine Reihe acropetal entstandener Kurztriebe sich erhebt, die bald die Form mannigfach ausgerandeter Blätter zeigen, bald als moosähnliche Stämme mit kleinen blattartigen Bildungen dicht besetzt auftreten. Auf einer gleichfalls sehr hohen Stufe der Gliederung stehen auch die Characeen und unter den Florideen die Rhodomeleen, wenn hier auch habituell die Uebereinstimmung mit dem Phanerogamentypus nicht so scharf hervortritt. — In vielen Fällen ist dagegen die Aehnlichkeit einzelner Thallustheile mit Phanerogamenblättern eine rein äusserliche wie z. B. bei der Phaeosporeengattung *Macrocystis*, bei der die scheinbare Gliederung in Stamm und Blätter erst in Folge eines regelmässig sich wiederholenden Zerreissens des an der Spitze noch völlig ungegliederten flachen Thallus zu Stande kommt. In noch anderen Fällen hat der ganze Thallus *(Laminaria)* oder die einzelnen Spitzen des verzweigten Thallus *(Udotea, Scytothalia)* die Form von Blättern.

Echte Wurzeln fehlen dagegen noch sämmtlichen Algen, doch werden sie häufig ersetzt durch einfache oder verzweigte Wurzelhaare, die wenigstens als Haftorgane fungiren. Dieselben haben bald langgestreckte fadenförmige Gestalt und sind dann befähigt in das Substrat (sandigen Boden und Schlamm oder das Gewebe anderer Algen) einzudringen; bald endigen sie vorn als breite Saugscheiben, mit denen sie sich an der Oberfläche anderer Körper festklammern. Ob diese wurzelartigen Bildungen als wesentliche Organe für die Nahrungsaufnahme dienen, ist nicht ganz zweifellos, da die Möglichkeit offen bleibt, dass die Nahrungsaufnahme bei den im Wasser lebenden und eine ausgebildete Cuticula nicht zeigenden Algen auf der ganzen Oberfläche des Thallus vor sich gehen kann. Jedenfalls giebt es zahlreiche Thallophyten, die wie die Diatomaceen, Desmidiaceen, Zygnemaceen, Schizophyceen, Volvocineen, Hydrodictyeen und Sphaeroplea einer jeden Andeutung einer Wurzelbildung vollständig entbehren.

Während bei den höheren Pflanzen der Körper fast durchgehend aus massig entwickeltem Zellgewebe besteht, findet sich echte Gewebebildung bei den Thallophyten überhaupt nur bei den Florideen und Melanophyceen, und andeutungsweise bei den Characeen. Die Entwicklung solcher aus massigem Gewebe bestehenden Algenkörper findet aber so statt, dass die oberflächlichen Zellen

stets die jüngsten sind, und in manchen Fällen kann die Zelltheilungsfähigkeit der oberflächlichen Zellen Jahre hindurch andauern und so die Ursache eines ausgiebigen Dickenwachsthums werden. Diese Entwicklungsweise ist aber zugleich der Grund, weshalb alle Algen einer Epidermis im Sinne der höheren Pflanzen entbehren.

Von dem Gewebe der höheren Pflanzen unterscheidet sich das Massengewebe der Melanophyceen und Florideen zunächst durch die ausserordentliche Gleichförmigkeit in der Form der Zellen und der Beschaffenheit der Membran. Von der mannigfachen Sculptur der Zellmembran bei den höhern Pflanzen findet sich nur in der Tüpfelbildung bei den Fucaceen und Florideen eine schwache Andeutung. — Auch entbehrt das Algengewebe vollständig der luftführenden Intercellularräume: die Bildung derselben wird unmöglich gemacht durch die ausserordentliche Quellungsfähigkeit der Membran und ihre Neigung zu vollständiger Vergallertung, welche es zu einer Spaltung der Membran nicht kommen lässt. Nur bei den Schwimmblasen der Fucaceen kommen gaserfüllte Gewebelücken zu Stande, die nach ROSANOFF Stickstoff enthalten und wohl erst in Folge der Gasausscheidung sich bilden. Im geschlossenen Gewebe vieler Florideen und Melanophyceen besitzen gewisse Zellen die Fähigkeit, nachträglich zu langen, dünnen, den Pilzhyphen vergleichbaren Fäden auszuwachsen. Diese Fäden durchziehen — innerhalb der weichen Membranen des Gewebes mittelst Spitzenwachsthums sich verlängernd — in unregelmässigen Windungen das ganze Gewebe oder bestimmte Theile desselben in der Weise, dass schliesslich auf Querschnitten die weiten Lumina der primären Zellen durch breite Wände durcheinander gewirrter, enger Hyphenfäden von einander getrennt werden.

Viel häufiger als aus massigem Zellgewebe besteht der Thallus der Algen aus einfachen oder verzweigten Zellreihen oder aus Zellschichten. Wiederholt wird diese faden- oder scheibenförmige Anordnung der Zellen von vielen einzelligen Algen, bei welchen nach dem Theilungsprozess die Tochter-Individuen sich nicht isoliren, sondern mit einander verbunden bleiben (manche Diatomaceen, Desmidiaceen, — Volvocineen); in ähnlicher Weise aber aus ursprünglich isolirten Individuen setzen sich erst nachträglich die scheibenförmigen oder netzartig durchbrochenen Familien mancher Protococcaceen zusammen.

Die Chlorophyceen zeigen sämmtlich diese letzteren einfacheren Formen der Thallus-Structur. Diesem Umstande, der es meist gestattet, die unverletzte Pflanze unter dem Mikroskop zu betrachten, ohne dass man, wie es bei massiger Gewebebildung nöthig ist, erst gezwungen war, durch Messerschnitte das Leben der Pflanze zum Zweck mikroskopischer Beobachtung zu gefährden, sowie ihrem geselligen Auftreten im süssen Wasser verdanken es die Chlorophyceen, dass sie vorzugsweise zur Untersuchung herangezogen worden sind, wo es sich um die Betrachtung der lebenden Zelle handelte. Unsere heutige Anschauungsweise von den Lebensvorgängen in den vegetabilischen Zellen überhaupt beruht im wesentlichen auf den Beobachtungen an Chlorophyceen, wie sie zuerst von MOHL 1835 an *Cladophora* angestellt worden sind und seitdem von den klassischen Arbeiten NÄGELI's an bis zu den neuesten Untersuchungen von STRASBURGER und SCHMITZ immer wieder das allgemeinste Interesse auf sich gezogen haben. — Der Grad der Ausbildung, den die äussere Gliederung der Algen erreicht, ist völlig unabhängig von der inneren Differenzirung der Algenkörper. Der anatomische Bau kann bereits auf einer verhältnissmässig hohen Stufe der Entwicklung stehen, während jede äussere Gliederung des Thallus unterdrückt ist und umgekehrt vermag ein äusserlich reichgegliederter Thallus, wie ihn die Gattung *Caulerpa* besitzt, aus einer einzigen Zelle zu bestehen. Die einzelne Zelle zeigt überhaupt nirgends eine grössere Mannigfaltigkeit in ihren äusseren Formen als bei denjenigen Thallophyten, bei denen der ganze Thallus von einer einzigen Zelle repräsentirt wird. Zeugniss legt dafür der ungeheuere Formenreichthum ab, den Gruppen einzelliger Algen wie die Diatomaceen und Desmidiaceen aufzuweisen haben. Aber während in diesen beiden Familien das einzelne Individuum mikroskopische Dimensionen niemals zu überschreiten vermag, entwickelt sich die einzelne Zelle der Vaucheriaceen und der Siphoneen zu beträchtlicher Grösse; sie nimmt dann meist die Form langer cylindrischer Schläuche an, die sich mehr oder weniger verästeln können

Wie in Bezug auf äussere Gliederung und innere Structur ein scharfer Gegensatz zwischen den Thallophyten und den höheren Pflanzen nicht vorhanden ist, sondern Charaktere höherer Organisation spurweise bereits innerhalb der Thallophyten auftreten, so repräsentiren die Thallophyten auch in Bezug auf die sexuellen Vorgänge die niedrigst organisirten Glieder jener Reihe, die in ununterbrochener Steigerung ihrer Organisation bis zu den Blüthenpflanzen sich erhebt.

Trotz der Mannigfaltigkeit der äusseren Form, unter der der Befruchtungsprozess bei den Thallophyten auftritt, lassen die Befruchtungsvorgänge sich auf zwei wesentlich verschiedene Typen zurückführen, die man als Gametencopulation und als Procarpbefruchtung bezeichnen kann. Bei der Gametencopulation verschmelzen die membranlosen Geschlechtszellen, die Gameten, im Befruchtungsprozess unmittelbar mit einander zu einer neuen Zelle, der Zygote. Bei der Procarpbefruchtung handelt es sich dagegen um die Befruchtung eines meist mehrzelligen weiblichen Geschlechtsapparates, des Procarpes, der bei den Florideen aus zwei verschieden functionirenden Theilen zusammengesetzt ist. Der eine dient als Empfängnissapparat; der andere, das Carpogon, wächst in Folge der Befruchtung, die an dem Empfängnissapparat vollzogen wurde, zu einem Fruchtkörper aus, in dem die Fortpflanzungszellen, die Carposporen entstehen, während der Empfängnissapparat zu Grunde geht.[1]) Innerhalb des Typus der Procarpbefruchtung treten nur geringfügige Unterschiede in der äusseren Form des Befruchtungsactes auf; demjenigen der Gameten-Copulation dagegen lassen sich eine Reihe von Befruchtungsformen unterordnen, die ihrem Wesen nach völlig identisch sind, deren äussere Form aber, durch die verschiedene Form der copulirenden Gameten bedingt, mannigfache Modificationen aufweist. Zwei Hauptstufen lassen sich innerhalb des Typus unterscheiden, die früher für die Gruppirung der Algen als Charactere von höchstem systematischem Werthe betrachtet worden sind. Entweder stimmen nämlich die beiden am Befruchtungsprozess betheiligten Gameten habituell vollständig mit einander überein, und dann hat man sie als Isogameten bezeichnet. Oder aber die Gameten sind ihrer verschiedenen Function als empfangende weibliche und als befruchtende männliche Zelle entsprechend auch äusserlich verschieden entwickelt und dann bezeichnet man sie nach Analogie der thierischen Organisation als Eier und Spermatozoidien. Die Copulation so hoch differenzirter Gameten greift über die Grenzen der Thallophyten weit hinaus, indem sie sich als die herrschende Befruchtungsform in der ganzen Gruppe der Archegoniaten wiederholt. Von den Algengattungen mit am höchsten entwickelter Geschlechtsdifferenz der Gameten, wie sie in den Familien der Vaucheriaceen, Coleochaeteen, Oedogonieen vorkommen, ausgehend, bedarf es nur noch eines kleinen Schrittes in der äusseren Ausbildung der Organe in welchen die weiblichen Gameten entstehen, um von den Eibehältern dieser Gattungen zu den charakteristischen Eibehältern der Archegoniaten — den Archegonien — zu gelangen. Steigt man von den genannten Familien dagegen tiefer hinab zu den einfacher organisirten Algen, so wird der Unterschied zwischen Eiern und Spermatozoidien immer geringer und beide Gametenformen gehen allmählich in die Form der Isogameten über, bei denen jeder geschlechtliche Unterschied fehlt.

---

[1]) Ausführliche Darstellung der Florideenbefruchtung s. pag. 179 und ff. Ueber die Art und Weise wie man hypothetisch die complicirten Vorgänge bei der Befruchtung der Florideen auf die einfacheren Verhältnisse der Algen mit Gametencopulation zurückführen kann vergl. unter »Coleochaeteen«.

Dieser letztere Umstand hat den äusseren Anlass gegeben, die indifferente Bezeichnung »Gameten«, die bisher nur auf die Isogameten beschränkt angewendet wurde, im folgenden a[uf] alle membranlosen Zellen der Thallophyten (und Archegoniaten) auszudehnen, die im Be-fruchtungsprozess mit einander verschmelzen und die bisher als Geschlechts- oder Sexualzellen bezeichnet wurden. Durch diese Erweiterung des Begriffes »Gameten« vermeidet man d[en] Uebelstand, von geschlechtslosen Geschlechtszellen sprechen zu müssen oder für die letzter[en] nach einem anderen Namen suchen zu müssen, der den Unterschied zwischen geschlechtslosen Gameten und Gameten mit differenzirtem Geschlecht grösser erscheinen lassen würde, als e[r in] der Natur vorhanden ist. — Gleichzeitig ist in entsprechender Weise die Bezeichnung Zygote ausgedehnt worden auf das Produkt der Gametencopulation, mögen die Gameten auftreten unter welcher Form sie wollen. An Stelle der früheren Bezeichnungen »Zygospore«, »Oospore« »befruchtetes Ei« ist damit eine einheitliche Bezeichnung für den wichtigsten Abschnitt [im] Leben der Pflanze getreten. Denn wo der Befruchtungsprozess bei den Algen constatirt [ist], hat er darum eine besondere Bedeutung für die Kenntniss des Lebensganges der betreffe[nden] Art, weil er den Höhepunkt und Abschluss ihrer Entwicklung bildet. Mag der Leben[sgang] bei vielen Algen auch noch so complicirt erscheinen durch das Auftreten verschieden [ge]staltiger Dauerzustände und durch die mannigfachen Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung, der Befruchtungsprozess ist immer nur in einer Form vorhanden und bildet so einen fes[ten] Markstein in der Lebensgeschichte der Alge. Kennt man die Entwicklungsvorgänge, welche [die] aus dem Befruchtungsprozess hervorgegangenen Zellen durchmachen müssen, bis sie selbst w[ieder] zu Individuen herangewachsen sind, an denen der Geschlechtsact sich wiederholt, so kann m[an] sicher sein, alle wesentlichen Lebensprozesse der betreffenden Alge zu kennen. Unwesentlich sind neben ihnen alle diejenigen Erscheinungen, welche durch specielle äussere Umstände he[r]vorgerufen, als Anpassungserscheinungen an bestimmte nicht regelmässig sich wiederh[olende] Vegetationsverhältnisse aufgefasst werden müssen. Unter solchen Umständen bildet n[ur der] Befruchtungsact und sein Produkt einen einheitlichen Ausgangspunkt, wenn es sich darum h[andelt], den Entwicklungsgang verschiedener Algen mit einander zu vergleichen, und deshalb er[scheint] es wünschenswerth, diesen gemeinsamen Ausgangspunkt auch mit gemeinsamem Name[n zu] bezeichnen.

Die Copulation von Isogameten repräsentirt die denkbar niedrigste Form eines Befruchtungsprozesses. Aber wenn auch Geschlechtsdifferenzen der copulirenden Gameten bei ihr auch noch nicht vorhanden oder für uns wenigstens nicht wahr-nehmbar sind, so muss doch die durch Copulation von Isogameten eingeleitete Art der Fortpflanzung bereits als eine geschlechtliche Fortpflanzung aufgefasst werden, insofern als man unter ungeschlechtlicher Fortpflanzung eine solche ver-steht, die sich ohne Befruchtungsprozess vollzieht; und die Natur eines Be-fruchtungsprozesses kann dem Copulationsprozess der Isogameten heute [ge]-schlechterdings nicht mehr abgesprochen werden.

Wenngleich für viele Algen im weitesten Sinne ein Befruchtungsprozess [noch] nicht hat nachgewiesen werden können, so unterliegt es doch in den me[isten] Fällen keiner besonderen Schwierigkeit, derartige Pflanzenformen nach ihrer [ge]-sammten übrigen Organisation solchen Familien anzuschliessen, bei denen [der] Befruchtungsprozess bereits bekannt ist. In dieser Lage befinden wir uns [zahl]reichen Algen gegenüber, die wir wol zweifellos richtig den Klassen der Mel[ano]-phyceen und Chlorophyceen unterzuordnen pflegen. Dagegen giebt es auch so[lche] Thallophyten, für die uns in Bezug auf den Befruchtungsprozess zur Zeit [jede] Muthmassung fehlt, während auch ihre vegetativen Verhältnisse einen en[geren] Anschluss an die eine oder die andere bekannte natürliche Klasse nicht fo[rdern]. Eine solche Gruppe bilden die Schizophyceen, bei denen uns bisher jede [An]-deutung fehlt, wo wir überhaupt einen Befruchtungsprozess suchen sollen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung zeigt ebensowenig wie die geschl[echtliche]

liche eine einheitliche Form. In den einfachsten Fällen ist ungeschlechtliche Vermehrung identisch mit einer Zweitheilung des Mutterindividuums: so fällt bei den einzelligen Algen aus den Familien der Chroococcaceen, Conjugaten, Palmellaceen und Diatomeen der Begriff der normalen vegetativen Zelltheilung zusammen mit der ungeschlechtlichen Vermehrung der Individuenzahl. Dass ein mehrzelliger Thallus in grössere oder kleinere Abschnitte zerfällt, die später in neue Individuen auswachsen, kommt nur bei den Schizophyten vor und ist das charakteristische Merkmal, dem die ganze Klasse ihren Namen verdankt (Spaltpilze und Spaltalgen). Sonst findet bei mehrzelligem Thallus die ungeschlechtliche Vermehrung vermittelst besonderer Zellen, der Sporen, statt, die von der Mutterpflanze sich ablösend zu neuen Individuen sich entwickeln. Bei den chlorophyllhaltigen Thallophyten treten sie vorzugsweise in zwei verschiedenen Formen in die Erscheinung: nämlich entweder als nackte, unbewegliche Primordialzellen, die gewöhnlich zu je vieren in einer Mutterzelle erzeugt als Tetrasporen bezeichnet werden; oder aber als nackte Zellen, die vermittelst beweglicher Cilien sich selbständig fortzubewegen vermögen, als Zoosporen.

Unter Zugrundelegung der wesentlichen Unterschiede in der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung lassen sich nun die Hauptabtheilungen der chlorophyllhaltigen Thallophyten mit Berücksichtigung auffälliger Merkmale aus der vegetativen Sphäre in folgender Weise charakterisiren:

Klasse I. **Florideen:** Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch nackte, unbewegliche Plasmazellen (Tetrasporen). Geschlechtliche Fortpflanzung durch nackte unbewegliche Carposporen. Letztere entstehen einzeln in den Zellen eines Fruchtkörpers, der sich aus dem carpogenen Theil des weiblichen Geschlechtsorganes (Procarpium) durch Auswachsen desselben erst entwickelt, nachdem die Befruchtung an dem Empfängnissorgane des Procarpes, an der Trichogyne durch unbewegliche Spermatien vollzogen worden ist. Meist deutlich roth gefärbte Thallophyten, vorzugsweise Bewohner des Meeres (pag. 176).

(? Dictyotaceen) Marine Thallophyten mit unbekanntem Befruchtungsprozess, deren systematische Stellung noch ganz unsicher ist. In der Bildung bewegungsloser Tetrasporen und Spermatien mit den Florideen übereinstimmend, schliessen sie sich in ihren vegetativen Organen den Melanophyceen an.

Klasse II. **Algen:** Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Zygoten, welche direkt aus der Verschmelzung membranloser Gameten hervorgehen. Gameten entweder gleichgestaltig (Isogameten) oder weibliche und männliche Gameten verschieden (Eier und Spermatozoidien).

Unterklasse I. Melanophyceen. Schwärmende Zellen — ungeschlechtliche sowol, wie geschlechtliche — stets mit zwei Cilien, die der Basis des Schnabels inserirt sind. Braungefärbte Meeresalgen, *Fucaceen*, *Cutleriaceen*, *Phaeosporeen*, *Tilopterideen*.

Unterklasse II. Chlorophyceen: Zoosporen in Zahl und Insertion der Cilien sehr mannigfaltig. Wenn zwei Cilien vorhanden sind, so stehen sie auf der Spitze des Schnabels. Chloro-

phyllgrüne Thallophyten, Bewohner des Meeres und des süssen Wassers, seltener Luftalgen, *Characeen*, *Confervoideen*, *Siphoneen*, *Protococcaceen*, *Conjugaten*.

Klasse III. **Diatomaceen**: Einzellige Organismen, deren verkieselte Membran aus zwei mit den Rändern übereinandergeschobenen Hälften besteht. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zelltheilung. Bei manchen Gattungen sind Formen von Copulation ruhender Gameten beobachtet worden. Färbung ähnlich der der Melanophyceen.

Klasse IV. **Schizophyceen**: Geschlechtliche Fortpflanzung fehlt gänzlich. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung des Thallus. Färbung sehr mannigfaltig, aber niemals rein chlorophyllgrün.

Die Färbung, welche den Thallophyten durch verschiedene Chlorophyllmodificationen verliehen wird, ist so mannigfaltig wie in keiner anderen Pflanzengruppe, und da die Färbungsdifferenzen dem Habitus der Pflanzen ein constantes charakteristisches Gepräge geben, so hat man früh versucht, diese Unterschiede für die Umgrenzung grösserer Gruppen zu verwerthen. Neben dem normalen Grün der höheren Pflanzen war es eine braune und eine rothe Färbung, welche vorzugsweise häufig beobachtet wurden, und unter Zugrundelegung dieses Merkmales statuirte man die Klassen der Grüntange, Brauntange und Rothtange. Neuerdings spricht man den Verschiedenheiten der Färbung vielfach jeden systematischen Werth ab, da sie nur von habitueller Bedeutung seien. Aber ganz so bedeutungslos, wie es nach der letzteren Auffassungsweise scheinen möchte, ist die verschiedene Färbung der Thallophyten in der That doch nicht und das Auftreten der einen oder der anderen Färbung keineswegs ein rein zufälliges. Denn Thallophyten-Gruppen, welche auf Grund ihrer gesammten Entwicklungsverhältnisse als Verwandte betrachtet und zu einer Klasse vereinigt werden müssen, pflegen auch in ihrer Färbung übereinzustimmen, und wenn es einzelne wirkliche oder scheinbare Ausnahmen giebt, so ändert das doch nichts an dem systematischen Werthe des aus der Färbung genommenen Charakters. Am constantesten in ihrer Farbe verhalten sich die Klassen der Melanophyceen und Diatomaceen, deren Angehörige keine einzige Ausnahme von der typischen braunen Färbung aufzuweisen haben. — Die reine Chlorophyllfärbung der höheren Pflanzen findet sich unter allen Thallophyten nur bei den Chlorophyceen, die somit ihre nahe Verwandtschaft mit den höheren Pflanzen auch durch die Färbung dokumentiren.

Mit dieser scheinbar rein äusserlichen Aehnlichkeit gehen bei allen rein grün gefärbten Pflanzen gleiche chemische Vorgänge im Innern der Zellen Hand in Hand: die Bildung des Hypochlorins hat PRINGSHEIM in gleicher Weise bei allen chlorophyllgrünen Zellen nachgewiesen, zugleich aber auch constatirt, dass die Fähigkeit der Hypochlorinbildung allen anders gefärbten Zellen abgeht. Es ist das doch schon ein Unterschied, der nicht mehr bloss auf den Habitus der Pflanze Bezug hat, sondern tief in die Lebensvorgänge im Innern der Pflanze … Unter diesen Umständen würde es ungerechtfertigt sein, die Farbstoffe der Thallophyten … zu ignoriren und aus den Diagnosen vollständig zu verbannen, wenn auch nicht geleugnet werden soll, dass ihre Berücksichtigung in erster Linie, wie es früher geschah, zu unr… Resultaten führen kann.

Am weitesten gehen die Schwankungen in der Färbung bei den Florideen, indem die am dunkelsten gefärbten Formen habituell an die dunkelbraunen

Melanophyceen erinnern, während andere Formen mehr oder weniger deutlich grünliche Färbung aufweisen, wenn diese auch niemals den Charakter des reingrünen Chlorophylls der höheren Pflanzen zeigt. Aber auch der Farbstoff der Florideen erweist sich seinem Wesen nach als identisch bei allen Formen, wenn auch äusserlich graduelle Unterschiede in seinen Schattirungen sich geltend machen.

Durch verschiedene Behandlungsweise lassen sich aus allen Florideen zwei verschiedene Farbstoff-Lösungen extrahiren. Der eine in Alkohol löslich, in Wasser fast unlöslich, zeigt bei durchfallendem Lichte grüne Farbe und wird daher Florideen-Grün genannt. Der andere, das Florideen-Roth oder Phycoerythrin, ist in Wasser löslich, in Alkohol dagegen unlöslich; bei durchfallendem Licht erscheint er purpurroth, bei auffallendem Licht orangegelb oder ausnahmsweise bei *Rytiphloea tinctoria)* grün. So verschieden beide Farbstoffe äusserlich zu sein scheinen, so übereinstimmend verhalten sich beide bei spectroskopischer Untersuchung. Bei beiden haben die Absorptions-Maxima und Minima die gleiche Lage und nur in dem früheren oder späteren Auftreten derselben bei zunehmender Concentration der Lösung finden sich Differenzen. Die Absorptionsspectra der Florideenfarbstoffe, namentlich das des Florideen-Grüns, zeigen zugleich eine ausserordentliche Aehnlichheit mit dem des normalen Chlorophylls, ohne indessen völlig mit ihm identisch zu sein, da sie sich von ihm durch das Auftreten eines neuen Absorptionsmaximum unterscheiden.

In den lebenden Florideen lässt sich das gleichzeitige Vorhandensein beider Farbstoffe nebeneinander mikroskopisch nicht nachweisen, so dass es möglich sein könnte, dass die beiden mit süssem Wasser und mit Alkohol extrahirbaren Farbstoffe erst unter dem Einfluss dieser Reagentien entstandene Derivate eines einheitlichen, dem Chlorophyll nahe verwandten Florideen-Farbstoffes darstellen. Sind aber Florideen-Grün und Florideen-Roth in der lebenden Pflanze schon nebeneinander vorhanden, so verdeckt der eine den andern mehr oder weniger vollständig. In weitaus den meisten Florideen tritt das Florideen-Grün äusserlich gänzlich zurück gegen das Phycoerythrin. Nur ausnahmsweise, aber bei gewissen Species constant, herrscht auch in üppig vegetirenden Florideen zeitlebens schmutzig-grünliche Färbung vor; so bei *Laurencia papillosa, Laur. obtusa var. gelatinosa, Rissoella verruculosa,* bei vielen Exemplaren von *Gracilaria dura,* an einzelnen Theilen des Thallus von *Gigartina Teedii* u. a. m. Sehr regelmässig findet dagegen eine Verfärbung der Florideen beim Absterben statt, und in dieser Zeit zeigen fast alle vorübergehend eine grünliche Farbe, bevor sie ganz verbleichen.

In ähnlicher Weise wie bei den Florideen lassen sich auch bei den Melanophyceen, Diatomaceen und Schizophyceen ausser dem grünen Chlorophyll verschiedene Farbstoffe aus dem Thallus extrahiren. Bei den Melanophyceen lässt sich durch Behandlung mit süssem Wasser ein bräunlicher Farbstoff, das Phycophaein gewinnen, ebenso erhält man bei vorher durch Reiben zerkleinerten Schizophyceen einen in Wasser löslichen blauen Farbstoff, das Phycocyan. Ausser diesen in Alkohol nicht löslichen Substanzen lassen sich aus den Schizophyceen und Melanophyceen durch Extraction mit Alkohol weitere Farbstoffe gewinnen. In dem alkoholischen Extract bleibt nach Schütteln mit Benzol das bernsteingelbe Phycoxanthin zurück, während in das Benzol ein grüner Farbstoff übertritt, der als Chlorophyll bezeichnet wird, wenn er auch bei spectroskopischer Untersuchung sich nicht als völlig identisch mit dem grünen Chlorophyll der

höheren Pflanzen erweist. In jedem Falle ergiebt sich aber aus der Vergleichung der Absorptionsspectra, dass die extrahirten grünen Farbstoffe der Florideen, Schizophyceen, Diatomaceen und Melanophyceen sich nur wenig von dem im engeren Sinn als Chlorophyll bezeichneten Farbstoff der rein grün gefärbten höheren Pflanzen unterscheidet. Auch die nicht grünen Farbstoffe der Thallophyten können nach Prüfung ihrer Absorptionsspectren als stärker abweichende, aber doch die Verwandtschaft mit dem eigentlichen Chlorophyll nicht verleugnende Chlorophyllmodifikationen bezeichnet werden.

COHN, Beitr. z. Physiologie der Phycochromaceen u. Florideen (MAX SCHULTZE's Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. III. 1867.) — ROSANOFF, Observat. sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues. 1867. (Mém. d. l. Soc. imp. des Sc. nat. de Cherbourg. Tome XIII.) — ASKENASY, Beitr. z. Kenntniss d. Chlorophylls u. einiger dass. begleitende Farbstoffe. (Bot. Zeit. 1867, pag. 233.) — KRAUS et MILLARDET, Études sur la matière colorante des Phycochromacées et des Diatomées. (Mém. d. l. Soc. des Sc. nat. de Strassbourg. Tome VI 1866—70.) — MILLARDET, Sur la nature du pigment des Fucoidées (Comptes Rendus 22. Fevr. 1869.) — KRAUS, Zur Kenntniss d. Chlorophyllfarbstoffe u. ihrer Verwandten. Stuttgart 1872. — PRINGSHEIM, Ueb. d. Absorptionsspectra d. Chlorophyllfarbstoffe. (Monatsber. d. Berl. Akad. 22. Oct. 1874.) — PRINGSHEIM, Ueb. natürl. Chlorophyllmodifik. u. d. Farbstoffe d. Florideen. (ebenda, Dez. 1876. — REINKE, Beitr. z. Kenntniss des Phycoxanthins. (PRINGSH. Jahrb. Bd. X.) — NEBELUNG, Spectroskop. Unters. der Farbstoffe einiger Süsswasseralgen. (Bot. Zeit. 1878.)

Lebensweise der Algen: Der von den chlorophyllhaltigen Thallophyten bevorzugte Standort ist das Wasser, in welchem die Pflanzen entweder an anderen Gegenständen angewurzelt oder wurzellos und frei schwimmend leben. Die gesammte Flora des Meeres wird, wenn man von wenigen Monocotylenspecies und einem Paar kaum gekannter Saprolegniaceen und Chytridieen absieht, lediglich aus Algen im weitesten Sinne zusammengesetzt. Einen geringeren und namentlich weniger augenfälligen Antheil haben die Algen an der Bildung der Flora des süssen Wassers, zumal hier die Mehrzahl ihrer Species mikroskopische Dimensionen kaum überschreitet, was dann nur bei periodisch auftretender massenhafter Vermehrung in auffälliger Weise sich bemerklich macht. Auch diejenigen Algen, welche ausserhalb des Wassers leben, die sogenannten Luftalgen, sind an feuchte Lokalitäten gebunden und bedürfen zu ihrer Entwicklung mindestens zeitweiliger Wasserbenetzung. — Seltener ist der Fall, dass Algen im Innern anderer Organismen nisten: so kommen manche Schizophyceen in den Geweben von höheren Gewächsen vor, in deren Intercellularräumen sie sich ansiedeln. Während aber die Schizophyceenformen, welche von REINKE in *Gunnera* und *Cycas*, von COHN in *Lemna*, von JANCZEWSKI in Lebermoosen beobachtet worden sind, nur beiläufig endophytisch auftreten, daneben aber auch ausserhalb der Pflanzen leben, giebt es andere Species, die nur endophytisch bekannt sind und nicht allein in vorhandenen Hohlräumen des Gewebes, sondern auch in der Membran der Wirthspflanze leben. Dahin gehören COHN's *Chlorochytrium Lemnae*, die *Entocladia viridis* REINKE's, KLEBS' Gattungen *Endosphaera, Phyllobium, Scotinosphaera*, CUNNINGHAM's *Mycoidea*, sowie verschiedene andere Algen, welche von COHN, KNY und REINSCH in dem Gewebe der Florideen beobachtet worden sind. Aber bei allen diesen Pflanzenarten finden sich trotz ihrer eigenthümlichen Lebensweise im Innern anderer Pflanzen die Bedingungen zu selbständiger Assimilation vor. KLEBS hat in neuester Zeit für die Chlorophyll führenden Algen, welche endophytisch leben, den Begriff des »Raumparasitismus« aufgestellt, nachdem er nachgewiesen hatte, dass die genannten Algen es lediglich auf einen geschützten Platz zu ihrer Entwick-

lung abgesehen haben, dass sie die Wirthspflanze in keiner Weise durch Saftentziehung schädigen, sondern sogar mit abgestorbenen Pflanzentheilen vorlieb nehmen, und eventuell auch ohne dergleichen Schutzmittel sich zu entwickeln vermögen. — Manche Chlorophyceen und namentlich viele Angehörige der Klasse der Schizophyceen treten als Ernährer von Pilzen auf und aus der innigen Vereinigung von Parasit und Nährpflanze gehen dann die schon oben erwähnten Flechten hervor, deren assimilirende Bestandtheile als »Flechtengonidien« zusammengefasst werden.

REINKE, Morphol. Abhandl. 1873, pag. 12 u. 92. — JANCZEWSKI, Zur parasitischen Lebensweise des Nostoc lichenoides. (Bot. Zeit. 1872, pag. 73.) — COHN, Ueb. paras. Algen, (Beitr. z. Biologie d. Pfl. Bd. I. Heft 2.) — KNY, Ueb. einige paras. Algen. (Bot. Zeit. 1873, pag. 139.) — KLEBSCH, Ueb. endophyte Pflanzenparasiten. (Bot. Zeit. 1879, pag. 17.) — REINKE, Zwei paras. Algen. (Bot. Zeit. 1879, pag. 473.) — KLEBS, Beiträge z. Kenntniss niederer Algenformen. (Bot. Zeit. 1881, pag. 247.) — SCHWENDNER, Die Algentypen d. Flechtengonidien. (Rect. Progr. Basel 1869.) — STAHL, Beitr. z. Kenntniss d. Flechten: II. die Bedeutung der Hymenialgonidien. 1878. — DE BARY, Ueb. die Erscheinung der Symbiose. (Vortrag auf d. Naturf.-Vers. zu Cassel 1878.) — CUNNINGHAM, On Mycoidea parasitica, a new Genus of Parasitic Algae (Transactions of the Linnean Soc. of London. II. Ser. vol I. 1880.)

Auf zwei Punkte sei hier noch etwas näher eingegangen, von denen der eine für das Leben der Thallophyten des süssen Wassers, der andere für die Vegetation des Meeres von Bedeutung ist.

Das stagnirende Wasser kleinerer Teiche und Lachen, in denen die thallophytischen Pflanzenformen des süssen Wassers sich besonders reich entwickeln, unterliegt im Sommer häufig einer mehr oder weniger vollständigen Verdunstung. Da der Thallus fast aller im Wasser lebenden Algen aber beim Austrocknen zu Grunde geht, so würde eine Trockenlegung des Standortes die völlige Vernichtung der Algenvegetation an solchen Standorten nach sich ziehen, wenn es bei den Süsswasseralgen nicht Entwicklungszustände gäbe, welche befähigt wären, auch vollständige Austrocknung ohne Schaden für ihre weitere Entwicklungsfähigkeit zu überstehen. Bei manchen Chlorophyceen sind es beliebige, bei den Schizophyceen meist bestimmt gelegene vegetative Zellen des Thallus, welche zu »Dauerzellen« oder »Dauersporen« werden können. Aeusserlich sind solche Zellen im ausgebildeten Zustande gewöhnlich dadurch gekennzeichnet, dass ihre Membran stark verdickt ist, während der Plasmaleib wenig Zellsaft aber viel plastische Stoffe umschliesst. Bei den Diatomaceen treten biologisch gleichwerthige Ruhestadien, die »Craticularzustände« auf, deren äusserlich abweichende Bildung durch den eigenthümlichen Bau der Diatomaceen-Membran bedingt wird. An die Stelle der Membranverdickung tritt hier eine wiederholte Neubildung von Schalenhälften innerhalb der schon vorhandenen Schalen, wobei gleichzeitig das Plasma unter Wasserabgabe auf ein kleineres Volumen eingeschränkt wird.

Das wichtigste Ruhestadium, weil für eine Reihe von Gattungen das einzige, welches Austrocknung sowohl wie hohe Kältegrade zu überdauern vermag, wird bei den Chlorophyceen durch das Produkt der Befruchtung, durch die Zygoten gebildet. Die letzteren repräsentiren zugleich diejenige Entwicklungsphase, in welcher der normale grüne Chlorophyllfarbstoff der vegetativen Chlorophyceenzelle bei vielen Gattungen constant verschwindet und durch einen bräunlichen, purpur- oder ziegelrothen Farbstoff ersetzt wird. Derselbe ist an kleine im Protoplasma vertheilte Schleim- oder Oeltröpfchen gebunden und macht erst beim Beginn der Keimung allmählich wieder dem grünen Chlorophyll Platz. Die Wahrscheinlichkeit, dass diese Farbenänderung der Zygote zu ihrer zeitweiligen Existenz ausserhalb des Wassers in

Beziehung steht, wird vermehrt durch die eigenthümlichen Erscheinungen, die sich an den ausserhalb des Wassers lebenden Chlorophyceengattungen *Chroolepus* und *Mycoidea* beobachten lassen. Bei der Luftalge *Chroolepus* tritt die ziegelrothe Färbung constant auch in allen vegetativen Zellen ihres Thallus auf und sie beruht hier gleichfalls auf der Existenz rothgefärbter Schleimkugeln, neben denen aber ausserdem noch grünes Chlorophyll vorhanden ist. GOBI[1]) hat nun für *Chroolepus* nachgewiesen, dass man die Farbe der Alge durch den Feuchtigkeitsgrad, unter dem man die Pflanze cultivirt, modificiren kann: bei grosser Trockenheit verschwindet das Chlorophyll vollständig, während umgekehrt in den Zellen der in sehr feuchter Luft cultivirten Exemplare die Chlorophyllfärbung die Oberhand gewinnt und die rothgefärbten Kügelchen ins Innere der Zelle sich zurückziehen. Noch schlagender zeigt sich die Beziehung der Färbung zu der Existenz an der Luft bei der ostindischen *Mycoidea parasitica*, deren Thallus theils oberflächlich auf *Camellia*-Blättern lebt, theils unterhalb der Cuticula wächst. Die an der Luft wachsenden Thallusabschnitte sind bräunlichroth, die in der Membran des *Camellia*-Blattes lebenden Theile dagegen grün gefärbt.[2]) Im Hinblick auf andere Verhältnisse scheint es freilich, als ob die Rothfärbung der Zellen ein nützliches Schutzmittel für sie gegen intensive Beleuchtung sei. Wenigstens können die nicht rothwerdenden Zygoten von *Hydrodictyon* zwar vollständig ohne Lebensgefahr austrocknen — aber sie müssen vor Beleuchtung geschützt werden, da die ausgetrockneten grünen Zygoten dem Lichte ausgesetzt sich sofort entfärben und unfehlbar absterben. Ob man sich die Wirksamkeit des rothen Farbstoffes in den ausgetrockneten Zygoten und bei *Chroolepus* in ähnlicher Weise wie die des Chlorophylls vorzustellen habe, als eine mechanisch schützende, welche die durch die Assimilation gebildeten Stoffe vor zu schneller Oxydation durch intensive Beleuchtung bewahrt, dafür fehlt es bisher an Anhaltspunkten. Doch hat PRINGSHEIM in seinen Untersuchungen über die Zerstörung des Chlorophylls bei intensiver Beleuchtung constatirt, dass der rothe Farbstoff der Chlorophyceen-Zygoten im Gegensatz zu dem grünen Chlorophyll und seinen Modifikationen durch intensive Beleuchtung wahrscheinlich nicht, oder doch nur sehr schwer zu zerstören ist.[3])

Die marinen Thallophyten sind der Gefahr dauernder Austrocknung nicht ausgesetzt und es handelt sich für sie nur darum, die kürzeren Perioden zu überstehen, in denen während der Ebbezeit ihre Standorte trocken gelegt werden. Während dieser kurzen Zeit wird das vollständige Austrocknen des Thallus für die grösseren Formen der beiden specifisch marinen Thallophytenklassen, der Florideen und der Melanophyceen dadurch unmöglich gemacht, dass die äusserst quellungsfähigen Zellmembranen so grosse Wassermengen aufzuspeichern vermögen, dass dadurch jeder schädliche Einfluss während der Ebbezeit von dem plasmatischen Zellleibe ferngehalten werden kann. Die grösseren Melanophyceenbüschel pflegen dabei ihrerseits wieder zartere Formen, die zwischen ihnen wachsen, gegen die Verdunstung zu schützen. Wo an den durch die Ebbe freigelegten Standorten die grösseren Melanophyceeen-Formen gänzlich fehlen, wie im Mittelmeer, da kann im Sommer die Insolation freilich schon genügen, um kleinere Algenformen während der Ebbezeit völlig auszutrocknen und zu tödten. Im Gegensatz zu den Chloro-

[1]) GOBI, Algolog. Studien üb. Chroolepus AG. Bull. de l'acad. imp. des Sc. de St. Petersb. Tome XVII.

[2]) CUNNINGHAM, On Mycoidea parasitica. Trans. Linn. Soc. 1880.

[3]) PRINGSHEIM, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI. 1881, pag. 351.

phyceen des süssen Wassers, sind weder bei den Melanophyceen noch bei den Florideen irgend welche Zellen bekannt geworden, welche die Fähigkeit besässen, eine völlige Austrocknung zu überleben.

Besondere Lebensbedingungen werden für die Meerespflanzen durch die nach der Tiefe ihres Standortes sehr variirenden Beleuchtungs-Verhältnisse geschaffen. Wenn man auch Genaues über die Quantität und die Qualität des Lichtes, das bis in grössere Tiefen des Meeres hinab zu gelangen vermag, nicht weiss, so ist doch das als sicher nachgewiesen, dass beim Durchgang durch das Wasser gerade die für die Assimilation der Pflanzen wirksamsten Strahlen zuerst ausgelöscht werden und dass schon durch Wasserschichten von relativ geringer Mächtigkeit nur noch die grünen und blauen Strahlen hindurch gelangen.[1]) Die Unmöglichkeit, in grösseren Tiefen noch zu assimiliren, setzt daher, selbst wenn alle übrigen Lebensbedingungen sich realisirt fänden, der Ausbreitung pflanzlichen Lebens über den ganzen Meeresgrund hin ein absolutes Hinderniss entgegen und beschränkt die Meeresvegetation auf eine relativ schmale Zone. Während thierisches Leben in allen untersuchten Tiefen noch anzutreffen ist, treten die Pflanzen schon in einer Tiefe von 100 Metern äusserst spärlich auf, um in 400 Meter Tiefe die absolute Grenze ihrer Verbreitung zu finden.[2]) Innerhalb der für Pflanzen bewohnbaren Zone des Meeresgrundes vertheilen sich die Thallophyten je nachdem sie mehr oder weniger Licht zu ihrer Existenz bedürfen, denn in diesem Punkte verhalten sich verschiedene Species ausserordentlich verschieden, und es giebt wol kaum eine Meeresalge, welche durch die ganze bewohnbare Region gleichmässig verbreitet wäre. Unter besonderen Verhältnissen können allerdings Formen, welche gewöhnlich in einer Tiefe von 50—60 Metern zu Haus sind, bis unmittelbar unter die Meeresoberfläche aufsteigen und dort üppig vegetiren. Das geschieht aber nur in besonderen Fällen an der Unterseite überhängender Felsklippen oder in halb dunklen Grotten, d. i. an Standorten, die gegen direkte Beleuchtung vollkommen abgeschlossen sind. Aus diesem Umstande schon kann gefolgert werden, dass es die Beleuchtungsverhältnisse sind, welche vorzugsweise als regulirende Faktoren für die Verbreitung der Meeresalgen auftreten.[3]) In wie hohem Grade bedürfnisslos gewisse marine Thallophyten in Bezug auf Licht sind, zeigt die Meeresvegetation der polaren Meere. KJELLMANN[4]) hat gefunden, dass bei Spitzbergen an den Algen der dortigen Meeresflora nicht nur die vegetative Weiterentwicklung ihres Thallus trotz der dreimonatlichen Polarnacht ungestört vor sich ging, sondern dass die meisten Algen (bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich — 1° C.) gerade in dieser Zeit fruktificirten.

[1]) Nachgewiesen durch die spectroskopische Untersuchung des Lichtes in der blauen Grotte auf Capri. Letztere erhält ihr Licht dadurch, dass die Lichtstrahlen von den Kalkfelsen des Meeresgrundes reflectirt und in die durch überhängende Felsmassen gebildete und gegen direkte Beleuchtung geschützte Grotte geworfen werden.

[2]) WYVILLE THOMSON, The depths of the Sea. London 1873, pag. 45.

[3]) FALKENBERG, Die Meeres-Algen des Golfes von Neapel. (Mitth. d. zool. Stat. in Neapel. Bd. I. p. 220.)

[4]) KJELLMANN, Végétation hivernale des Algues à Mosselbay, observ. pendant l'expédition suéd. (Comptes rendus; Paris 1875. Tome 80).

Klasse I.

Florideen.

Die Florideen — ihrer meist deutlich rothen Färbung wegen (pag. 171) auch Rothtange oder Rhodospermeen genannt — sind ein- oder mehrjährige Wasserpflanzen, deren überwiegende Mehrzahl Bewohner des Meeres sind. Ausserhalb des Meeres werden sie in Europa nur durch die in Wasserläufen mit möglichst rapider Strömung gedeihenden Gattungen *Batrachospermum*, *Chantransia*, *Lemanea*, *Bangia* und *Hildenbrandtia* vertreten.

Der Thallus der Florideen[1]) zeigt sowol seiner äusseren Gliederung, als auch seiner anatomischen Structur nach einen grossen Reichthum an Formen, die sich aber bisher einer vergleichenden Betrachtung noch entziehen, da es an speciellen Untersuchungen, auf welche die Vergleichung sich stützen könnte, für viele Familien noch gänzlich fehlt. — In anatomischer Beziehung finden sich bei den Florideen alle Uebergänge vor von einreihigen Zellfäden (*Bangia*, *Callithamnion*) und einschichtigen Zellflächen (*Porphyra*) bis zu massigen Gewebecomplexen von verhältnissmässig complicirtem Bau.

Wenn der Thallus vermittelst einer Scheitelzelle wächst, so tritt letztere meist so auf, dass ihre Segmentation durch annähernd parallele Wände bewerkstelligt wird (*Ceramieen*, *Callithamnieen*, *Rhodomeleen*, *Delesseria*, *Plocamium*, *Nitophyllum*, *Caulacanthus*, *Gelidium*). Seltener tritt die Scheitelzelle in zweischneidiger Form auf und es erfolgt ihre Segmentation durch regelmässig alternirende nach rechts und links geneigte Wände (*Rhizophyllis dentata*, *Cryptopleura lacerata*, *Rhodophyllis bifida*). Eine dreiseitige Scheitelzelle, wie sie bei den Muscineen und Pteridophyten weit verbreitet ist, scheint bei den Florideen nicht vorzukommen, wenn auch bei *Gracilaria armata* und *Cystoclonium purpurascens* neben scheinbar regelloser Segmentation der Scheitelzelle sich auch oft genug beobachten lässt, dass ihre Segmente in drei — allerdings meist unregelmässig verschobenen Längsreihen angelegt werden. — An die Stelle einer einzigen Scheitelzelle tritt bei dem flachen, kriechenden Thallus der Squamarieen und Melobesieen eine Reihe gleichwerthiger Initialzellen, die den freien Rand des Thallus einnehmen. Und in ähnlicher Weise hängt bei dem cylindrischen Thallus der Corallineen und von *Chylocladia* das Längenwachsthum von Gruppen gleichwerthiger Initialen ab, welche auf dem Gipfel des Thallus gelegen sind. Bei den Nemalieen findet das Spitzenwachsthum gleichfalls vermittelst zahlreicher Initialen statt: die einzelnen Zellreihen, deren Zellvermehrung von den Initialzellen ausgeht, besitzen hier aber eine grössere Selbständigkeit, wie bei den Corallineen und sind bereits im Vegetationspunkt völlig von einander isolirt, so dass ihr Thallus als von zahlreichen hyphenartig verflochtenen Fäden mit Spitzenwachsthum zusammengesetzt betrachtet werden kann.

In den Fällen, wo der Thallus vermittelst einer Scheitelzelle wächst, pflegt gewöhnlich das Gewebe des ganzen Thallus aus den Segmenten einer und derselben Scheitelzelle hervorzugehen. Neben dieser monopodialen Entwicklung des

---

[1]) KÜTZING, Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. 1843. — NAEGELI, Die neueren Algensysteme und Versuch der Begründung eines eigenen Systems der Algen und Florideen. 1847. — JAC. GEORG AGARDH, Florideernes Morphologi (Act. Acad. Scient. Holmiens. Vol. XV. 1880 und Spec. genera et ordines algarum. Vol. III. pars 2).

Thallus aber, die bei den Florideen bei weitem die häufigste ist, findet sich bei einigen wenigen Gattungen, nämlich bei *Plocamium, Monospora, Dasya*[1]) und *Dictyurus (Thuretia)* ein sympodialer Aufbau des Thallus. Der letztere setzt sich hier zusammen aus einer unbegrenzten Reihe von Sprossen mit begrenztem Wachsthum. Die Spitze der einzelnen Sprosse wird von einem kräftig sich entwickelnden Seitenast zur Seite gedrängt, der an Stelle der verdrängten Sprossspitze die Verlängerung des Thallus übernimmt. Bei *Plocamium* ist es stets der letzte und oberste Seitenast eines Sprosses, welcher zur Bildung des Sympodiums herangezogen wird. Bei *Dasya* und *Dictyurus* hingegen ist es stets der erste unterste Seitenast, welcher der Verlängerung des Thallus dient, während die Spitze der successiven Sprosse nebst ihren jüngeren Aesten abwechselnd nach rechts und links zur Seite gebogen wird. Die verschiedenen Species der Gattung *Dictyurus* sind auch noch dadurch ausgezeichnet, dass die zur Seite gebogenen Sprossspitzen und ihre nicht in die Sympodienbildung hineingezogenen monosiphonen Seitenäste nachträglich unter einander zu regelmässig maschigen Netzen verwachsen, die z. B. bei *Dictyurus purpurascens* in Form eines ununterbrochenen, regelmässig aufsteigenden, flügelartigen Schraubenbandes die sympodiale Achse des Thallus umkreisen.

Das nachträgliche Verwachsen ursprünglich getrennter Thallusäste wiederholt sich auch in den Gattungen *Claudea, Vanvoorstia* und *Haloplegma,* deren Species ebenso wie die von *Dictyurus* sämmtlich Bewohner der südlichen Hemisphäre sind.

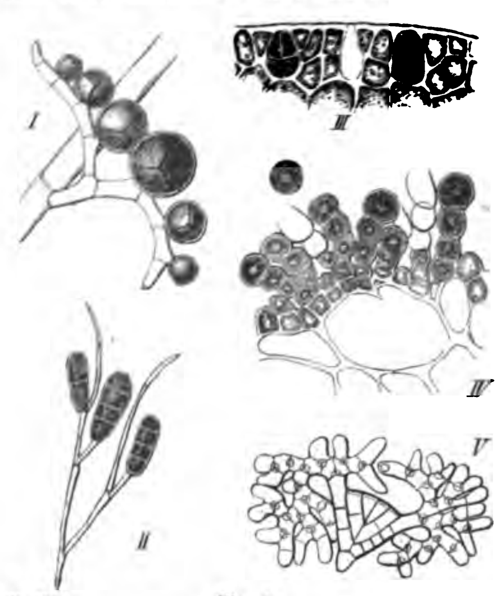
Die Fortpflanzung kann bei den Florideen auf zweifache Weise vor sich gehen: einmal vermittelst ungeschlechtlicher Sporen, die gewöhnlich in Vierzahl auftretend als Tetrasporen bezeichnet werden, und zweitens durch geschlechtlich erzeugte Fortpflanzungszellen, die Carposporen. Den mütterlichen Organismus verlassen beide Formen von Fortpflanzungszellen als farbstoffreiche, vacuolenfreie, membranlose Plasmakörper die einer selbständigen Bewegungsfähigkeit fast immer vollständig ermangeln. Nur bei den Carposporen von *Helminthora* sowie bei *Porphyra* und *Bangia* ist beobachtet worden, dass die membranlosen Zellen unter beständiger Aenderung ihres Umrisses einer wenig ausgiebigen amöbenartigen Bewegung fähig sind, bis sie zur Ruhe kommend sich abrunden und mit Membran umkleiden.

Gewöhnlich ist die Bildung der Tetrasporen und der Geschlechtsorgane auf verschiedene Individuen vertheilt. Manchmal entwickeln sich indessen auch an solchen Individuen, welche Geschlechtsorgane tragen gleichzeitig daneben Tetrasporen wie dies bei *Chylocladia kaliformis, Callithamnion corymbosum, Solieria chordalis, Spermothamnion roseolum, Polysiphonia variegata* und *fibrillosa* beobachtet worden ist; aber eine derartige Vereinigung ist immer so selten, dass ihr Auftreten als ein abnormes betrachtet werden kann. Andrerseits treten in der Familie der Nemalieen ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen regelmässig an denselben Individuen auf, welche auch Geschlechtsorgane entwickeln, aber unter Verhältnissen, die vom Typus der übrigen Florideen so abweichen, dass sie kaum den Tetrasporen der übrigen Florideen gleichwerthig sein dürften. (Vergl. unten pag. 189).

Die normalen ungeschlechtlichen Sporen oder Tetrasporen, welche nur den Lemaneaceen und den Nemalieen gänzlich zu fehlen scheinen, werden wie ihr

[1]) NAEGELI, Algensysteme, pag. 228. — NAEGELI, Ceramiaceen, (Monatsber. Münch. Akad. 12. Dez. 1861). — KNY, Ueb. Axillarknospen bei Florideen. 1873, pag. 15.

Name andeutet gewöhnlich zu vieren in ihren Mutterzellen gebildet. Sie zeigen im ausgebildeten Zustand in ihren gegenseitigen Lagerungsverhältnissen Unterschiede, welche auf die Zelltheilungsvorgänge bei ihrer Entstehung zurückzuführen sind. Entweder werden die vier Zellen simultan ausgebildet und dann entsprechen sie in ihrer Lage den vier Ecken eines Tetraëders (*Sporae triangule divisae*, Fig. 1 I). Entstehen sie dagegen durch succedane Zweitheilung, so erscheint ihre Lage modificirt durch die Richtung, in welcher in der schon zweigetheilten Mutterzelle die folgenden Theilungswände auftreten. Wenn letztere parallel zur ersten Theilungswand stehen, so liegen die vier Tetrasporen in Form eines einreihigen Zellfadens übereinander (*Sporae zonatim divisae*, Fig. 1 II). Treten dagegen die beiden sekundären Theilungswände senkrecht zur ersten auf, so erhalten die Tetrasporen die Form von Kugelquadranten. In letzterem Falle pflegen die beiden sekundären Theilungswände nicht in eine Ebene zu fallen, sondern sind gewöhnlich gegen einander um 90° gedreht (*Sporae cruciatim divisae*, Fig. 1 III). Nur in dem Verwandtschaftskreise der Ceramiaceen und zwar speciell unter den Formen, welche ehemals die Gattung *Callithamnion* in ihrem weitesten Umfang darstellten, finden sich nicht selten Abweichungen von der normalen Vierzahl der ungeschlechtlichen Florideensporen, die dadurch herbeigeführt werden, dass die Sporenmutterzelle sich gar nicht oder nur einmal theilt, oder aber durch mehrfach wiederholte Theilungen mehr als vier Sporen erzeugt. In den ersten Fällen werden die so entstehenden Sporen von NAEGELI als Haplosporen und Disporen, in letzterem Fall als Polysporen bezeichnet.



(B. 192.) Fig. 1.
Tetrasporen von: I *Spermothamnion flabellatum*; (160). — II *Dudresnaya*-Species von *Mauritius* (300). — III *Gracilaria confervoides* (300). — IV Bildung der Carposporen am Nucleus von *Grac. confervoides*. — V Brutknospe von *Melobesia Callithamnioides* mit zwei Thallusanlagen (100). III, IV nach THURET u. BORNET, V nach SOLMS-LAUBACH.

Je nach dem anatomischen Bau des Thallus werden verschieden gelegene Zellen zur Erzeugung der Tetrasporen und ihrer eben erwähnten Vertreter herangezogen. Bei den monosiphonen Callithamnieen sind es die Scheitelzellen kurzer Seitenäste, welche als Mutterzellen der ungeschlechtlichen Sporen fungiren. Bei Florideen mit parenchymatischem Thallus erscheinen die Mutterzellen der Tetrasporen in verschiedener Weise angeordnet. Nur ausnahmsweise entwickelt der Thallus behufs der Tetrasporenbildung durch fortgesetztes Wachsthum seiner oberflächlichen Zellen polsterförmige Erhöhungen, wie bei *Peyssonelia* und noch weit ausgezeichneter bei *Gymnogongrus*, bei dem die radial angeordneten Zellen des Polsters zu ebensoviel Tetrasporenmutterzellen werden können. Gewöhnlich liegen aber die Tetrasporenmutterzellen nur in einer einzigen Schicht im Thallus und zwar meistens unmittelbar unterhalb einer äussersten sterilen Zellschicht. Hier können sie vereinzelt auftreten oder zu unregelmässig umschriebenen Gruppen

Sorus-artig vereinigt sein. Manchmal ist die Entwicklung der Tetrasporen auf besondere Thallus-Aeste beschränkt und alsdann erscheint der Habitus der Tetrasporen erzeugenden Aeste gewöhnlich so verändert, dass dieselben mit dem besondern Namen der »Stichidien« belegt worden sind, wie bei zahlreichen Rhodomeleen und bei *Plocamium*.

Das charakteristische Merkmal, das trotz aller äusserlichen Verschiedenheiten der Florideen für ihre engste systematische Zusammengehörigkeit entscheidet, liegt in dem Modus der Befruchtung und der Fruchtbildung, mit welchem nur der ähnliche Vorgang bei den Ascomyceten unter den chlorophylllosen Thallophyten verglichen werden kann.

Die befruchtenden männlichen Geschlechtszellen der Florideen sind stets unbeweglich und werden als Spermatien bezeichnet. Durch das Wasser werden sie passiv zu den weiblichen Geschlechtsorganen — den Procarpien — getragen, an denen stets zwei wesentlich verschiedene Theile zu unterscheiden sind: 1. der Empfängnissapparat und 2. der Fruchtbildungsapparat oder das Carpogon. Den wesentlichen und gewöhnlich allein vorhandenen Theil des Empfängnissapparates stellt die fadenförmig verlängerte Trichogyne dar, mit der die Spermatien verwachsen (Fig. 2 I II und III t) und mit dessen Plasma nach Resorption der trennenden Membranen das Plasma des Spermatiums sich vereinigt. Diese Befruchtung der Trichogyne führt zu keiner Weiterentwicklung der Trichogyne, sondern veranlasst nur das Carpogon zu einem Zellcomplex auszuwachsen, dessen Zellen alle oder nur zum Theil je eine Fortpflanzungszelle — eine Carpospore — bilden. Bisweilen wird der Fruchtkörper, in dem die Carposporen entstehen, von einer gleichfalls erst nach der Befruchtung sich entwickelnden Fruchthülle umgeben. Die Gesammtheit der nach der Befruchtung sich entwickelnden Fruchttheile, d. h. der Fruchtkörper mit den Carposporen und eventuell die Fruchthülle wird zusammengefasst als Cystocarp. Von der Trichogyne, die mit dem Befruchtungsact ihre Thätigkeit beendigt hat, ist in dem Cystocarp gewöhnlich keine Spur mehr zu erkennen, da sie bald, nachdem sie ihren Zweck erfüllt und die Wirkung der Befruchtung dem Carpogon übermittelt hat, abstirbt.

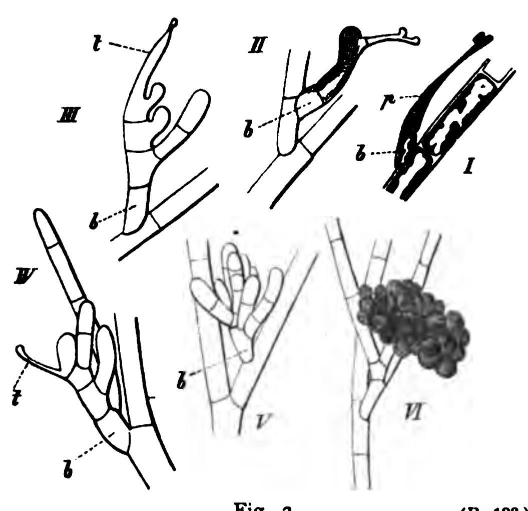


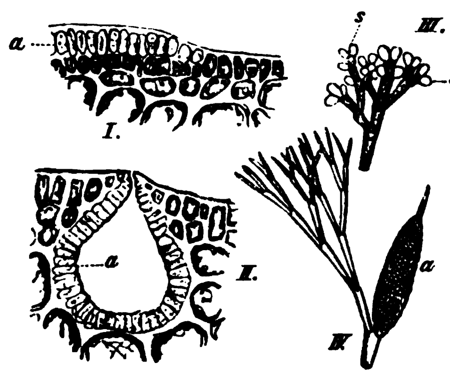
Fig. 2. (B. 193.)

Fruchtbildung von *Chantransia corymbifera*. I p einzelliges Procarp im Moment der Befruchtung mit anhaftendem Spermatium an der Trichogyne, b Tragzelle des Procarps. — II beginnende Verästelung aus dem untern Theile des Procarps. — III—V weitere Entwicklungszustände mit Bildung eines Büschels von Zellfäden. — VI der Reife nahe Frucht, in deren Zellen sich je eine Carpospore entwickelt. Vergr. I—V 400, VI 250mal (nach THURET).

Die Geschlechtsorgane finden sich bei der Mehrzahl der Florideen auf verschiedene Individuen vertheilt, so dass bei denjenigen Species, welche auch Tetrasporen besitzen, sich männliche, weibliche und ungeschlechtliche Individuen unterscheiden lassen. Bei einer Anzahl von Arten sind indessen männliche und weib-

liche Geschlechtsorgane regelmässig auf derselben Pflanze vereinigt. Solche regelmässig monöcische Florideen sind z. B. *Halymenia ligulata, Nemastoma marginifera. Gloeosiphonia capillaris, Naccaria hypnoides, Helminthora divaricata, Dudresnaya coccinea* und *purpurifera.* Als nicht gerade seltene Ausnahmen finden sich auch bei normal diöcischen Florideen bisweilen beiderlei Geschlechtsorgane nebeneinander auf demselben Thallus.

Die männlichen Sexualzellen oder Spermatien der Florideen sind farblose runde oder eiförmige Zellen, die mit äusserst zarter Membran umgeben sind. Ihre Loslösung vom Thallus erfolgt durch Vergallertung der Aussenschicht der Mutterzellmembran, so dass der ganze Plasmakörper der Mutterzelle als ein einziges Spermatium sich ablöst. Die Spermatienmutterzellen treten in mannigfacher Weise angeordnet am Thallus auf. Entweder stehen dieselben vereinzelt, wie dies der Fall ist bei *Batrachospermum* oder *Dudresnaya* an den dicho- oder trichotomisch verzweigten Aesten, welche wirtelig gestellt die Hauptachse umhüllen. Hier werden die Scheitelzellen der äussersten Verzweigungen der aus einer Zellreihe gebildeten Wirteläste zu eben so viel Spermatien-Mutterzellen (Fig. 3 III s). Wo der Thallus aus parenchymatischem Gewebe besteht, werden die Spermatien von meist unregelmässig umschriebenen Gruppen oberflächlicher Zellen erzeugt, die in ihrer Gesammtheit als Antheridien bezeichnet werden können (*Delesseria, Martensia, Halymenia, Peyssonnelia* etc. Gewöhnlich ragen dann die Spermatien-erzeugenden Zellen als Sorus-artiges Polster ein wenig über die umgebenden sterilen Theile der Thallusoberfläche hervor. (Fig. 3 I a). Regelmässig in Vertiefungen des Thallus eingesenkt und vom umgebenden Gewebe umwallt erscheinen die Antheridien von *Corallina* und *Gracilaria confervoides* (Fig. 3 II). In besonders charakteristischer Gestalt erscheinen die Antheridien bei den Rhodomeleen, wo sie als metamorphosirte Theile der Blätter auftreten und bald keulenförmig gestaltet sind (Fig. 3 IVa), bald die Form blattartig flacher Scheiben zeigen.



(B. 104.) Fig. 3.

I Längsschnitt durch den Rand eines Antheridium a von *Rhodymenia palmata* (250).— II Längsschnitt durch Antheridien a von *Gracilaria confervoides* (250). · III Spermatienbildender Ast von *Dudresnaya* (400). — IV Blatt einer *Polysphonia* mit Antheridium a (nach THURET).

THURET, Recherches sur les anthéridies des cryptogames (Ann. Sc. nat série 3. Tome XVI
THURET, Recherches s. l. anth. des algues (Ann. Sc. nat. série 4. Tome III.).

Die weiblichen Geschlechtsorgane, die Procarpien, können zur Zeit ihrer Befruchtungsfähigkeit bereits einen mehr oder minder complicirten Bau besitzen, aber über dieses Stadium hinaus können sie ohne eintretende Befruchtung sich nicht weiter entwickeln. — Gewöhnlich besteht jedes Procarp aus einem Empfängnissapparat und einem Carpogon und diese beiden Theile können im einfachsten Falle nur Abschnitte einer und derselben Zelle sein, wie das bei den Nemalieen (Fig. 2) und Bangiaceen stets der Fall ist. Gewöhnlich ist aber das Procarp bereits mehrzellig, Empfängnissapparat und Carpogon werden durch besondere Zellen repräsentirt, und die befruchtende Wirkung des Spermatiums muss durch

geschlossene Zellmembranen hindurch von der Trichogyne dem Carpogon übermittelt werden. Bei mehrzelligen Procarpien tritt bisweilen eine Verdoppelung des einen oder des anderen Procarptheiles ein: so besitzt das Procarp bei Callithamnion neben dem einfachen Empfängnissapparat zwei getrennte Carpogonzellen, (Fig. 4 II c c) während umgekehrt bei *Ceramium* das Procarp neben einer Carpogonzelle zwei Empfängnissaparate aufzuweisen hat.

Derjenige Theil des Empfängnissapparates, der bei allen Florideen ausnahmslos wiederkehrt, ist die Trichogyne, die ihren Namen ihrer meist haarförmig verlängerten Gestalt verdankt (Fig. 2, Fig. 4 II t), und bei oft sehr beträchtlicher Länge, zuweilen spiralig eingerollt ist (bei *Dudresnaya* Fig. 5 III). Bei den Nemalieen erscheint sie häufig von kürzerer flaschenförmiger Gestalt, bei den Bangiaceen endlich ist sie auf eine kurze Ausstülpung der einzigen Zelle reducirt, aus der das Procarp besteht. Auf der anderen Seite kann der Bau des Empfängnissapparates dadurch complicirt werden, dass die Trichogyne von einem Complex von Zellen begleitet und getragen wird, die weder bei der Befruchtung noch bei der Fruchtbildung direkt betheiligt sind (Fig. 4 II) und dieser ganze Zellkörper mit Einschluss der Trichogyne wird dann als Trichophorapparat des Procarps bezeichnet. Bei der Gattung *Ceramium* besitzt jedes Procarp zwei derartige Trichophorapparate, die zu beiden Seiten der einzigen Carpogonzelle stehen.

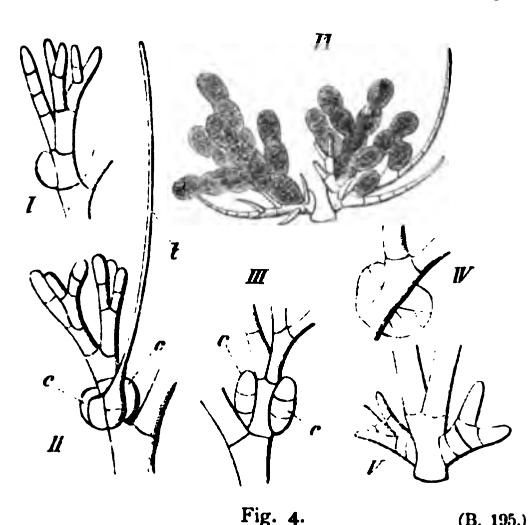


Fig. 4. (B. 195.)

Callithamnion corymbosum. I. Erstes Auftreten des Procarpes an einer vegetativen Thallus-Zelle. — II Befruchtungsfähiges Procarp aus fünf Zellen gebildet, welche die Thalluszelle im Halbkreise umgeben. cc die beiden Carpogonzellen, dazwischen der Trichophorapparat, bestehend aus der Trichogyne t und zwei Trägerzellen. — III—IV befruchtete Carpogone sich entwickelnd nach dem Schwinden des Trichophorapparats. — V—VI abnorme Weiterentwickelung zur Bildung sogen. »Seirosporen«. — VI Fast reifes Seirosporen-Cystocarp.

Wo die Procarpien mehr oder weniger tief in das Zellgewebe eingesenkt sind, vermag die sich entwickelnde Trichogyne zwischen den oberflächlichen Zellen des Thallus in deren gallertigen Membranen sich einen Weg nach aussen zu bahnen, so dass schliesslich auch bei nicht oberflächlicher Lage des Procarps die Trichogyne doch frei über die Oberfläche des Thallus hervorragt. Während das Lumen der Trichogyne oft auf ein Minimum reducirt ist, erscheint die Membran derselben stets ausserordentlich gequollen und wird dadurch wol befähigt, an ihrer Oberfläche die vom Wasser angespülten, gleichfalls mit vergallerteter Membran bekleideten Spermatienzellen zunächst festzuhalten. Spermatien und Trichogyne verwachsen dann fest mit einander und die ihre Plasmamassen von einander trennenden Theile der Membran werden soweit resorbirt, dass der Inhalt des Spermatiums mit dem der Trichogyne sich vereinigen kann. Auch nach erfolgter Befruchtung bleibt die Form des befruchtenden Spermatiums noch zu erkennen, indem seine Membran als knopfförmige

Ausbuchtung an der Trichogyne zu erkennen ist, so lange die letztere erhalten bleibt.

Die charakteristische Eigenartigkeit der Florideenfruchtbildung spricht sich nun einmal darin aus, dass die befruchtete Trichogyne an der Bildung der Frucht vollständig unbetheiligt bleibt, die Fruchtbildung vielmehr lediglich von der Carpogonzelle des Procarps ausgeht. Und ferner wird auch die Carpogonzelle nicht unmittelbar zur Frucht, sondern es entwickelt sich zunächst nach der Befruchtung aus ihr ein meist vielzelliger Körper, der Nucleus, dessen Zellen sämmtlich oder nur zum Theil den eigentlichen Fortpflanzungszellen, den Carposporen den Ursprung geben. Diese Wirkung des Befruchtungsaktes ist stets dieselbe, gleichviel ob Carpogon und Trichogyne nur differenzirte Theile derselben Zelle sind oder ob beide durch feste Membran geschieden als selbständige Zellen auftreten und die befruchtende Wirkung also von der Trichogyne aus durch die Membran hindurch der Carpogonzelle übermittelt werden muss.

Während in der Form des Befruchtungsactes und in dem schliesslichen Resultat der Befruchtung, in der Erzeugung der Carposporen vollständige Uebereinstimmung zwischen allen Florideen besteht, ist der Gang, den die Entwicklung der carpogenen Zelle zur Erreichung dieses Zweckes einschlägt, bei verschiedenen Formen ein sehr verschiedener. Am einfachsten stellt er sich bei den Bangiaceen dar, die bei der Einzelligkeit ihres Procarps und bei dem geringen Grad der Ausbildung der Trichogyne an demselben die primitivste Form der Fruchtbildung zeigen. Der carpogene Theil des Procarps, neben dem die Trichogyne als schwache Ausstülpung auftritt, theilt sich nach der Befruchtung ohne an Volumen zuzunehmen in höchstens acht Zellen, deren Plasmakörper bei der Auflösung des Thallus als ebenso viele Carposporen frei werden.

Bei allen übrigen Florideen, deren Fruchtentwicklung bisher untersucht worden ist, findet ausser dem Zelltheilungsprocess auch ein Wachsthum, eine Volumenzunahme des Carpogones statt. Dieses Wachsthum tritt in zwei Modificationen auf, welche wesentliche Unterschiede in dem Habitus des Nucleus bedingen. Entweder zeigt nämlich das Carpogon localisirtes Wachsthum, indem es kurze Zelläste erzeugt, die sich durch Membranbildung gegen die Mutterzelle abgrenzen; indem diese Aeste ihrerseits in der gleichen Weise sich weiter entwickeln, entsteht ein büschelförmiges Köpfchen von isolirten, verzweigten, nach allen Richtungen ausstrahlenden Zellfäden, zwischen denen der nach Abgrenzung der Hauptäste übrig bleibende Theil der Carpogonzelle als Centralzelle des Köpfchens meist erkennbar bleibt (vergl. die Fruchtentwicklung von *Chantransia*, Fig. 2). Oder aber das Carpogon nimmt nach allen Seiten gleichmässig an Volumen zu und wird — durch successive Scheidewände gefächert — allmählich in einen allseitig geschlossenen massiven Gewebekern verwandelt. (Vergl. *Callithamnion*, Fig. 4 III IV und *Dudresnaya*, Fig. 5 VIII).

Gewöhnlich schliessen die beiden Modificationen der Nucleus-Form sich gegenseitig aus und nur an der Gattung *Callithamnion* ist das Auftreten beider Formen nebeneinander bei derselben Species beobachtet worden. Bei *Callithamnion corymbosum* entwickelt sich normal die Frucht derart, dass nach erfolgter Befruchtung der Trichophorapparat völlig zu Grunde geht und nur die beiden diametral am Thallus gegenüberstehenden Carpogon-Zellen des Procarps sich zu zwei geschlossenen Gewebekorpern entwickeln (Fig. 4 III und IV), die schliesslich die Form der *Dudresnaya*-Frucht (Fig. 5 VIII) zeigen. Bisweilen fangen aber an einzelnen Individuen (*Callith. corymbosum var. scirospermum)* nach den ersten Zelltheilungen in der Carpogonzelle die einzelnen Zellen an, astformig auszuwachsen (Fig. 4 V VI) und sich zu büschelförmig verzweigten Köpfchen auszubilden.

Während bei der überwiegenden Mehrzahl der auf ihre Befruchtungsverhältnisse bereits untersuchten Florideen Carpogon und Empfängnissapparat in derselben Procarpanlage vereinigt neben einander vorkommen, giebt es eine Anzahl von Florideen, bei denen Empfängnissapparat und Fruchtbildungsapparat von einander isolirt als selbständige Organe ausgebildet sind. Für die durch diese räumliche Trennung beider Theile hervorgerufene Complication des typischen Fruchtbildungsactes der Florideen mag *Dudresnaya coccinea*, bei der dieselbe zuerst beobachtet worden ist, als Beispiel dienen.

Der Thallus von *Dudresnaya* besteht aus einem einreihigen Zellfaden, der wirtelig gestellte, verzweigte, gleichfalls monosiphone Aeste trägt. Einzelne Zweige von der Form des in Fig. 5 I dargestellten spitzen ihre Endzelle zu einer langen Trichogyne (Fig. 5 II t) zu, während die darunter gelegenen Zellen zu kurzen Aesten auswachsen (f). Nach erfolgter Befruchtung der Trichogyne entwickeln sich diese Aeste nicht zu einem Nucleus, wie man es nach Analogie anderer Florideen erwarten sollte, sondern die kurzen Aeste f die aus den Tragzellen der Trichogyne hervorgehen, wachsen zu langen mehrzelligen und bisweilen verzweigten Fäden aus, den Befruchtungsschläuchen, welche zwischen den Wirtelästen des Thallus weiterwachsen und den befruchtenden Stoff den carpogenen Zellen übermitteln. Die carpogenen Zellen stehen terminal auf kurzen unverzweigten Aesten (Fig. 5 IV c) von keulenförmiger Gestalt und unterscheiden sich durch die Grösse und ihre zartere Membran von den sterilen Zellen des Carpogonastes. Niemals findet an diesen Aesten die Entwicklung einer Trichogyne statt, sondern die carpogene Zelle wird dadurch zur Weiterentwicklung angeregt, dass der Befruchtungsschlauch mit ihr verwächst, und die Membran an der Berührungsstelle resorbirt wird. Derselbe Befruchtungsschlauch vermag dabei an der Spitze weiterzuwachsen und so nach und nach eine ganze Reihe von Carpogonzellen zu befruchten (Fig. 5 VII VI V), die dann zu einem geschlossenen Gewebekern auswachsen (Fig. 5 VIII). In Folge der Isolirung der beiden Procarptheile, des Trichophorapparates und des Carpogons, auf gesonderte Aeste kann eine Weiterentwicklung der carpogenen Zelle selbstverständlich nach der Befruchtung der Trichogyne nicht sofort stattfinden, und der Befruchtungsact erscheint somit bei *Dudresnaya* in zwei Theile zerlegt: 1. die Befruchtung der Trichogyne

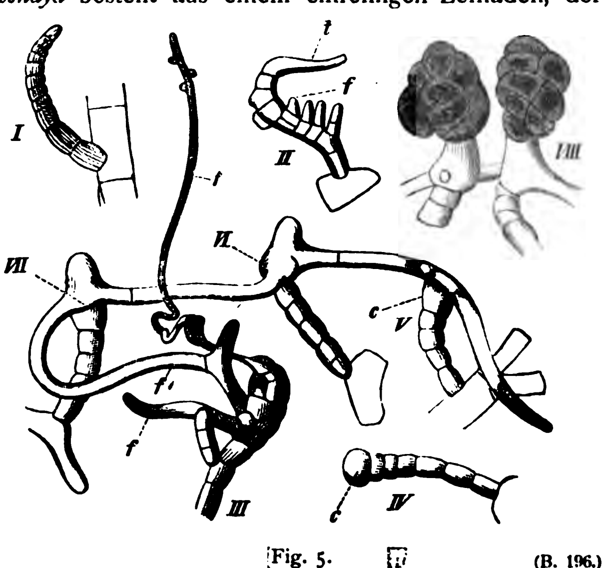


Fig. 5. (B. 196.)

Dudresnaya coccinea. Fig. I junger Trichophorapparat. — II desgl., Trichogyne t, Fadenapparat f im Beginn der Entwicklung. — III befruchteter Trichophorapparat mit Spermatien an der gewundenen Trichogyne, der Fadenapparat im Auswachsen begriffen, der Faden f successive die Carpogonien VII, VI und V befruchtend. — IV Carpogon vor der Befruchtung, c carpogene Zelle (nach THURET).

durch Spermatien. 2. Die Befruchtung der carpogenen Zellen durch die aus den Trichophorzellen sich entwickelnden Befruchtungsschläuche.

Das Verhältniss, dass die beiden im typischen Florideenprocarp vereinigten Theile, der Empfängnissapparat und der Fruchtbildungsapparat gesondert auftreten und demgemäss der Befruchtungsakt ein complicirterer wird, beschränkt sich nicht auf *Dudresnaya* allein. Schon Bornet und Thuret, denen man die Entdeckung auch der eigenthümlichen *Dudresnaya*-Befruchtung verdankt, haben den gleichen Befruchtungsmodus für *Polyides rotundus* beschrieben, und derselbe Vorgang wiederholt sich nach Berthold[1]) bei *Halymenia Floresia* und *ulvoidea*. *Nemastoma dichotoma* und *cervicornis*, *Grateloupia Consentinii*, *filicina* und *dichotoma* und nach Schmitz in ähnlicher Weise bei den Squamarieen.

Nach Solms-Laubach schiebt sich zwischen diese letztere Art der Befruchtung und die typische Florideenbefruchtung die von Thuret beschriebene Befruchtung der Corallineen als ein Uebergangsglied ein, welches die beiden scheinbar unvermittelt gegenüberstehenden Typen der Procarpausbildung in glücklichster Weise mit einander vermittelt. Bei *Corallina* finden sich die aus Carpogonzelle und Empfängnissapparat zusammengesetzten Procarpien in grosser Anzahl zu einem Diskus zusammengedrängt. Aber obwol die sämmtlichen Procarpien denselben Bau zeigen, sind sie in ihren Leistungen doch wesentlich verschieden. Carposporen werden nämlich nur von den am Rande der Scheibe stehenden Procarpien entwickelt, deren Empfängnissapparat zwar im Uebrigen den gleichen Bau zeigen wie die centralen Procarpien, deren Trichogynen aber immer nur rudimentär entwickelt sind, so dass wol nur ausnahmsweise eine Befruchtung derselben stattfinden kann. Umgekehrt sind die centralen Procarpien, an denen die Befruchtung vollzogen wird, immer unfähig, aus ihrer Carpogonzelle einen Nucleus und Carposporen zu erzeugen. Die Uebertragung der befruchtenden Wirkung von den befruchteten centralen Procarpien zu den carposporenbildenden Procarpien des Diskusrandes erfolgt unter Verschmelzung aller Carpogonzellen zu einer flachen scheibenförmigen Zellfusion, die auf ihrer oberen Fläche die Empfängnissapparate der sämmtlichen Procarpien des Diskus tragt, während nur an den peripherischen Carpogonzellen die Carposporenbildung eintritt.

Es haben bei *Corallina* alle Procarpien noch im Wesentlichen den Bau der typischen Florideenprocarpien, indem die beiden Organe für Befruchtung und Fruchtbildung nebeneinander in denselben vorhanden sind: aber die randständigen Procarpien haben unter Abort der Trichogyne nur die Function, welche bei *Dudresnaya* die isolirten Carpogone besitzen, während die centralen Procarpien umgekehrt die Rolle der Trichophorapparate von *Dudresnaya* übernehmen. Die carpogenen Zellen der centralen Procarpien — unfähig, zur Frucht auszuwachsen — übernehmen die Rolle, welche bei der Befruchtung von *Dudresnaya* die Trichophorzellen spielen; mit dem einzigen Unterschied, dass sie nicht zu Befruchtungs**schläuchen** auszuwachsen brauchen, sondern direkt mit einander verschmelzen können, da sie sich schon vorher unmittelbar berühren. Die Befruchtung der Corallineen stellt somit die Verbindung mit dem scheinbar so abweichenden Befruchtungsmodus von *Dudresnaya* insofern her, als die Eigenthümlichkeit der *Dudresnaya*-Befruchtung durch die noch weiter gesteigerte Differenz bedingt wird, welche zwischen den empfängnissfähigen Procarpien und den

[1]) Nach brieflicher Mittheilung, deren Benutzung gütigst gestattet wurde.

fruchtbildenden Procarpien besteht, und die hier nicht nur in ihrer Function, sondern auch in dem verschiedenen Bau zum Ausdruck gebracht wird.

BORNET et THURET, Recherches sur la fécondation des Floridées. (Ann. des sciences natur. sér. 5. Tome VII. 1867.) — SOLMS-LAUBACH, Fruchtentwickelung von Batrachospermum. Bot. Zeit. 1867. pag. 161. — BORNET et THURET, Notes Algologiques. Paris 1876. — JANCZEWSKI, Le développement des cystocarpes dans les Floridées. (Mém. d. l. Soc. des Sc. nat. de Cherbourg. Tome XX. 1876.) — THURET, Etudes phycologiques. Paris 1878. — SCHMITZ, Ueber Fruchtbildung der Squamarieen. (Sitzber. d. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilkunde zu Bonn, 4. Aug. 1879.) — BERTHOLD, Zur Kenntn. d. Bangiaceen. (Mittheil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1880.) — SOLMS-LAUBACH, Die in Neapels Umgebung bis jetzt beobachteten Corallineenformen und ihre Befruchtung. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, hrsg. von der Zool. Station. Heft IV. 1881.)

Die Anlage des Nucleus aus der sich entwickelnden carpogenen Zelle ist schon oben in ihren beiden äusserlich verschiedenen Formen als geschlossener Gewebe-Körper oder als lockerverzweigtes Köpfchen kurz geschildert worden. In ihrer weiteren Ausbildung verhalten sich beide Arten des Nucleus völlig übereinstimmend: in beiden Fällen erfolgt die Vermehrung seiner Zellen in centrifugaler Richtung, so dass immer die äussersten Zellen die jüngsten sind. Umgekehrt schreitet der Entwicklungsprocess, durch welchen in dem Nucleus die Carposporen angelegt werden, centripetal von aussen nach innen fort. (Fig. 1 IV, pag. 178.) In der Gattung *Polyides* erzeugen nur die oberflächlichen Zellen des Nucleus Carposporen, während die ganze innere Gewebemasse unverändert bleibt. Dieser steril bleibende Theil des Nucleus, der in systematischen Werken als »Placenta« bezeichnet wird, wird in seiner Ausdehnung um so mehr eingeschränkt, je tiefer die Umbildung der Nucleuszellen zu Carposporen-Mutterzellen in das Innere des Nucleus fortschreitet. Bei den Nemalieen und Ceramiaceen fungiren alle Zellen des Nucleus als Carposporen-Mutterzellen, so dass eine Placenta diesen Cystocarpien ganz fehlt oder auf vereinzelte Zellen eingeschränkt wird. Zwischen dem letzteren Extrem einerseits und dem entgegengesetzten Extrem, wie es bei *Polyides* ausgebildet ist, finden sich alle Uebergänge bei den Florideen vertreten.

Bei der Umbildung der Nucleus-Zellen in Carposporen-Mutterzellen nehmen die Zellen an Volumen bedeutend zu und füllen sich reichlich mit Farbstoff. In diesem Entwicklungsstadium lässt sich beobachten, dass auch da, wo der Nucleus ursprünglich einen massiven Gewebekern darstellte, die äusseren, Carposporenbildenden Gewebepartien ihren festen Gewebeverband vielfach aufgeben und sich in radial verlaufende Zellreihen auflösen. (vergl. Fig. 1 IV, pag. 178.)

Bei dem gegenwärtigen Bestreben, die ehemals für alle möglichen Formen cryptogamischer Fortpflanzungszellen gebräuchliche Bezeichnung »Sporen« auf bestimmte ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen einzuschränken, bedarf die Benennung der in Folge dieses Befruchtungsactes sich entwickelnden Fortflanzungszellen als »Carposporen« einer Motivirung. Da dieselbe aber erst auf Grund der Deutung des ganzen Florideen-Fruchtbildungsprocesses, wie sie im Anschluss an die Coleochaeteen gegeben werden soll, möglich ist, so genüge hier die Andeutung, dass die Carposporen ja gewissermassen ungeschlechtlich in dem nach dem Befruchtungsprocess entwickelten Nucleus erzeugt werden und dass man auch die Fortpflanzungszellen der eigentlichen Algen, welche sich in den geschlechtlich erzeugten Zygoten bilden, bedingungslos als Sporen bezeichnet.

Auf einen für viele Florideen wesentlichen Theil der Frucht ist oben noch keine Rücksicht genommen worden, indem vorausgesetzt wurde, dass der Nucleus stets ohne Hülle auftritt, wie das allerdings bei *Chantransia*, *Callithamnion*,

Dudresnaya und bei zahlreichen andern Florideen der Fall ist. Aber ebenso häufig kommt noch zur Vervollständigung des Cystocarpes eine mehr oder weniger geschlossene Hülle hinzu, welche den Nucleus, resp. die Placenta und die Carposporen umgiebt.

Im einfachsten Falle besteht diese Hülle aus einer Anzahl kurzer isolirter monosiphoner Aeste, welche sich aus den das Procarp tragenden vegetativen Zellen entwickeln. Unter dieser Form tritt die Hülle bei den meisten Nemalieen auf. In anderen Fällen verbinden sich die entstehenden Hüllzweige seitlich mit einander zu einer mehr oder weniger vollständig geschlossenen Hülle, welche den Nucleus umgiebt, wie bei *Scinaia* oder bei *Lejolisia*. Oder es kann endlich vorkommen, dass die Fruchthülle bereits in ihrer ersten Anlage als solide Gewebemasse unter der Form eines Ringwalls auftritt, wie bei den Rhodomeleen (pag. 192). Unterschiede in der Bildung der Fruchthülle zeigen sich auch in Bezug auf die Zeit ihrer Anlegung: bei den meisten Nemalieen und *Scinaia* wird ihre Entwicklung erst durch die Befruchtung angeregt. Bei *Batrachospermum* werden dagegen die Hüllzweige der Frucht bereits vor der Befruchtung angelegt, und ebenso ist bei den Rhodomeleen das Pericarp bereits vor der Befruchtung verhältnissmässig weit entwickelt.

Die reifen Carposporen sowol wie auch die Tetrasporen der Florideen scheinen eines Stadiums der Ruhe nicht zu bedürfen, da mehrfach die Beobachtung gemacht worden ist, dass sie noch innerhalb des mütterlichen Organismus zu keimen vermögen. Da indessen viele Florideen nur während einer kurzen aber bestimmten Zeit des Jahres gefunden werden, muss man nothwendigerweise eine äusserst langsame Entwicklung des Keimlings während seiner ersten Jugendstadien annehmen.

Da bisher die marinen Florideen allen systematisch angestellten Culturversuchen getrotzt haben, ist es bisher nicht gelungen, die Beziehungen zwischen den geschlechtslosen und geschlechtlichen Individuen zweifellos klar zu legen. Am einfachsten würde man sich dieselben mit einander verbunden vorstellen können durch einen Generationswechsel, der unter der Form eines regelmässigen Alternirens geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Individuen auftritt. Allein das überwiegende Vorkommen von Tetrasporen-Exemplaren bei relativer Seltenheit der Cystocarpien-Exemplare möchte dafür sprechen, dass Geschlechtspflanzen erst nach einer längeren Reihe von ungeschlechtlichen Generationen erzeugt werden.

Bei der allgemein auftretenden grösseren Häufigkeit von Tetrasporen-Pflanzen ist es um so auffallender, unter den Florideen einigen Familien zu begegnen, bei denen Tetrasporen überhaupt nicht bekannt sind und ihr Vorhandensein nachgerade unwahrscheinlich zu werden anfängt. In den Lemaneaceen und Nemalieen würden wir damit zwei Florideenfamilien besitzen, bei denen ein Generationswechsel ausgeschlossen ist (vgl. pag. 188, 189).

Neben der allgemein vorhandenen geschlechtlichen Fortpflanzung durch Carposporen und der ungeschlechtlichen durch Tetrasporen ist die Vermehrung der Florideen durch Brutknospen von bestimmter Form eine ausserordentlich seltene Erscheinung. Vielleicht hat man in der Gattung *Monospora* eine Brutknospenbildung, denn neben Tetrasporen giebt es hier kurze zweizellige Aeste, deren obere Zelle den Reichthum an Farbstoff und den Vacuolenmangel zeigt, wie ihn die Fortpflanzungszellen der Florideen besitzen. Dass es sich weder um eine Carpospore noch ein modificirtes Tetrasporangium handelt, geht daraus hervor,

dass diese Endzelle mit ihrer Membranhülle abgestossen wird um bald zu keimen. Die einzig sicher beobachtete Bildung einer individualisirten Brutknospe verdankt man SOLMS-LAUBACH, der bei *Melobesia callithamnioides* solche in fächerförmiger Gestalt beobachtet hat (vgl. pag. 178, Fig. 1 V).

BORNET et THURET, Notes algologiques, Planche VII. pag. 21. Monospora. — SOLMS-LAUBACH, Corallina. l. c. pag. 59.

Eine befriedigende systematische Anordnung der Florideen, welche in gleicher Weise dem Bau und der Entwicklungsgeschichte der vegetativen Theile des Thallus und den mannigfachen Verhältnissen der Procarp- und Frucht-Bildung Rechnung trüge, ist bis jetzt unmöglich, da man von vielen Abtheilungen bisher noch kaum mehr als den Habitus und die gröbsten Umrisse der Anatomie der ausgewachsenen Pflanzen kennt. Unter diesen Verhältnissen sollen im Folgenden nur einige Gruppen erwähnt werden, die — besser bekannt — sich als zweifellos natürlich herausgestellt haben oder die sonst ein besonderes Interesse bieten.

Bangiaceen. Der Thallus der einjährigen monöcischen oder diöcischen Pflanzen besteht aus einem unverzweigten einreihigen Zellfaden *(Bangia)* oder einer einschichtigen Zellplatte von unregelmässigem Umriss *(Porphyra)*; ihr Wachsthum ist intercalar. Wie die Bangiaceen in den vegetativen Theilen des Thallus den niedrigsten Entwicklungsgrad unter den Florideen bezeichnen, so zeigt auch die von BERTHOLD entdeckte geschlechtliche Fortpflanzung den Befruchtungsprozess der Florideen und die Ausbildung des Procarps in der denkbar einfachsten Form.

Die Spermatien werden dadurch gebildet, dass in den bisherigen vegetativen Zellen des Thallus unter allmählicher Entfärbung eine wiederholte Zweitheilung eintritt. Durch diese successiven Theilungen, die anfangs in ihrer Richtung sich regelmässig kreuzen, später aber unregelmässig werden, verwandeln sich die vegetativen Zellen in Complexe zahlreicher kleiner farbloser Spermatien, die durch Auflösung der Mutterzellen frei werden. Die Procarpien unterscheiden sich von vegetativen Zellen nur dadurch, dass sie eine kurze seitliche Vorstülpung bilden, die einzige Andeutung einer Trichogyne. Bei *Porphyra*, deren Procarpien nach beiden Seitenflächen des Thallus hin eine Trichogyne entwickeln, verändert der carpogene Theil des Procarps weder seine Form noch seine Grösse nach der Befruchtung: er verwandelt sich durch auf einander etwa senkrecht gestellte Zellwände in einen achtzelligen Nucleus. Der bisher einschichtige Thallus wird dadurch an den Stellen, wo Procarpien lagen, zweischichtig und zeigt in jeder der beiden Schichten vier Zellen. Aus den Carposporen gehen kleine kugelige Dauerpflänzchen hervor, deren weiteres Schicksal noch unbekannt ist. In ihrem entwickeltsten Zustand, soweit derselbe bekannt ist, bestehen sie aus einem wenigzelligen Körper, der die Form und Grösse der ursprünglichen Carposporen beibehalten hat, aber durch dicke Membranen ausgezeichnet ist. Von dem Zellkörper gehen dünne, mehrzellige und verzweigte hyphenartige Fäden aus. Neben den Carposporen der Bangiaceen, die bisher — bei *Porphyra* als Octosporen bezeichnet — als ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen betrachtet wurden, treten ungeschlechtliche Sporen bei den Bangiaceen entweder auf den Geschlechtspflanzen oder auf besonderen Individuen auf. Die Tetrasporen sind heller und etwas grösser als die Carposporen und bei ihrer Bildung bleibt der *Porphyra*-Thallus einschichtig, da die Theilungen nur senkrecht zur Thallusfläche erfolgen. Diese Sporen wachsen im Gegensatz zu den Carposporen unmittelbar zu neuen Pflänzchen aus.

JANCZEWSKI, Etudes anatomiques sur les Porphyra. (Ann. d. Sc. nat. Botan. Ser. 5,

Tome XVII, 1872.) — REINKE, Ueb. die Geschlechtspflanzen von *Bangia fusco-purpurea*. (PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XI., 1878.) — BERTHOLD, Zur Kenntniss der Bangiaceen. (Mitth. d. zool. Station zu Neapel. Band II.) — THURET, *Porphyra laciniata* (in »Etudes phycologiques.«)

Ceramiaceen. In der Familie der Ceramiaceen lassen sich zwei grössere Kreise von Gattungen unterscheiden, von denen sich der eine um die Gattung *Callithamnion*, der andere um die Gattung *Ceramium* gruppirt. — Der Thallus der Callithamnieen besteht aus einreihigen Zellfäden, die meist vielfach und sehr regelmässig verzweigt sind. Häufig, wenn auch oft nur an der Basis der Pflanze, tritt eine Berindung dadurch ein, dass hyphenartige Fäden, welche aus der Basalzelle der Seitenäste entspringen, dem Hauptspross fest angeschmiegt abwärts wachsen. — Die Tetrasporen entstehen aus den Endzellen meist bestimmter Zweige. An ihrer Stelle erzeugt die Mutterzelle bisweilen nur zwei Sporen, häufig acht oder mehr Sporen (vgl. pag. 178). — Die Mutterzellen der Spermatien erscheinen zu Antheridien gruppirt am oberen Ende gewisser vegetativer Zellen. Bald hat ein Antheridium die Form eines kleinen reich verzweigten Seitenästchens, bald erscheint es bei verkürzter Achse zu einem flachen sitzenden Polster reducirt. In Betreff der Procarpstructur sei auf die Erklärung von Fig. 4, pag. 181, verwiesen. Bei den Ceramieen entsteht am oberen Ende jeder vegetativen Zelle des fadenförmigen Thallus ein Kranz von peripherischen Zellen, welche die Stelle überkleiden, an welcher zwei benachbarte Fadenzellen aneinander grenzen. Indem diese peripherischen Zellen zu kurzen dichtvereinigten, dem Hauptstamme festangeschmiegten Aesten auswachsen, bekleiden sie die Gelenke des Thallus mit einer kleinzelligen Rindenzone. Bisweilen bleiben die Rindenzonen isolirt und lassen zwischen sich den primären Zellfaden des Stammes oft auf weite Strecken hin frei; in anderen Fällen verschmelzen die successiven Gewebezonen mit einander und bilden so eine ununterbrochene Berindungsschicht. Auf der Aussenfläche der Berindungsschicht entwickeln sich die Mutterzellen der Spermatien, die oft grosse Abschnitte des Thallus als gleichmässige Schicht überkleiden. Das Procarp der Ceramieen, bestehend aus einer Carpogonzelle und zwei seitlichen Trichophorapparaten, geht aus der ältesten Zelle des Kranzes hervor, aus dessen übrigen Zellen die Berindungszone sich entwickelt.

NAEGELI und CRAMER, Pflanzenphysiolog. Untersuchungen, Heft I und Heft IV. — CRAMER, Physiol. systemat. Unters. üb. d. Ceramiaceen. I. (Neue Denkschriften. Schweiz. Gesellsch. Bd. XX., Zürich 1864.) — NAEGELI, Beitr. zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceae (Sitzungsber. d. Bayer. Ak. d. Wiss. 1861. vol. II.) — JANCZEWSKI, Cystocarp, l. c.

Lemaneaceen. Der dunkel olivengrüne bis schwarzviolette Thallus der im süssen Wasser lebenden Lemaneaceen besteht aus zwei habituell sehr verschiedenen Theilen, die sich ähnlich zu einander verhalten, wie das Protonema der Laubmoose zu dem die Geschlechtsorgane entwickelnden Spross. Aus ihren Carposporen gehen monosiphone Zellfäden oder einschichtige, kriechende Zellplatten hervor, an denen sich einzeln oder zu mehreren seitliche Aeste von sehr abweichendem und complicirtem Bau entwickeln, die Träger der Geschlechtsorgane. Diese heteromorphen Aeste entwickeln an ihrer Basis Wurzelhaare und werden selbständig, wenn der kurzlebige Vorkeim abstirbt. Die einfachen oder verzweigten fertilen Aeste, die in kurzen Abständen gelenkartig angeschwollen sind, bestehen anfangs aus einem soliden cylindrischen Gewebekörper, in welchem die äusseren (Rinden-) Schichten durch radiale Streckung der darunter gelegenen Zellen von der centralen Zellreihe abgehoben werden, so dass die letztere

schliesslich zum grössten Theile frei als axiler Zellfaden den gallerterfüllten Hohlraum durchläuft und jede ihrer langgestreckten Zellen nur durch einen Wirtel von radial-verlängerten Zellen mit den abgehobenen Rindenschichten im Zusammenhang steht. Die Ansatzstellen der wirtelig gestellten Zellen an die centrale Zellreihe liegen in der Mitte zwischen je zweien der gelenkförmigen Anschwellungen des Thallusastes.

Die oberflächlichen Zellen der gelenkförmigen Anschwellungen erzeugen die Spermatien, deren Mutterzellen bald zu isolirten rundlichen oder unregelmässig zusammenfliessenden Gruppen vereinigt sind, bald in Form einer geschlossenen ringförmigen Zone ununterbrochen die Anschwellungen bekleiden. Die Procarpien entstehen im Innern des Thallus auf der Spitze der radial gestreckten Zellen oder aus den innersten Zellen der Rindenschicht, zwischen deren Zellen die sich entwickelnde Trichogyne sich ihren Weg bahnt. Hat die Befruchtung an der über die Thallusoberfläche hervortretenden Trichogyne stattgefunden, so entwickelt sich aus der Carpogonzelle der sehr lockere Nucleus, der in den freien Raum zwischen der Rinde und der axilen Zellreihe hineinragt. Aus den keimenden Carposporen geht sofort die vorkeimartige Thallusform hervor, die mit der Ausbildung von heteromorphen fructificirenden Aesten ihren Abschluss findet.

Die Tetrasporen der übrigen Florideen oder andere ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen fehlen den Lemaneaceen vollständig und damit auch die Möglichkeit des Generationswechsels: Die Geschlechtspflanze erzeugt sofort wieder Geschlechtspflanzen.

WARTMANN: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Algengattung Lemanea, 1854. — SIRODOT, Etude sur la famille des Lémanéacées. (Ann. des Sc. nat. sér. 5. Tome XVI.)

Nemalieen. Unter den Nemalieen zeigt die im süssen Wasser lebende Gattung *Batrachospermum* ähnliche Verhältnisse wie die Lemaneaceen insofern als hier gleichfalls ein vegetativer Sprosswechsel auftritt und die Geschlechtsorgane an heteromorphen Aesten sich entwickeln, welche später selbständig werden. Die dem Protonema der Lemaneaceen entsprechenden, unverzweigten, monosiphonen Thallusabschnitte von *Batrachospermum* sollen identisch sein mit bisher als selbständig betrachteten Florideen, die für Species der Gattung *Chantransia* gehalten werden. Wenn dem so ist, so würde sich das Protonema von *Batrachospermum* von dem der Lemaneaceen dadurch unterscheiden, dass es die Fähigkeit besitzt, längere oder kürzere Zeit hindurch sich selbständig durch ungeschlechtliche Sporen fortzupflanzen. Früher oder später entwickeln sich einzelne Aeste der *Chantransia*-artigen Thallusform in abweichender Weise: wirtelig verzweigt und die axile Zellreihe von der Basis der Wirteläste aus berindet, stellt er die Antheridien und Cystocarpien bildenden Theile des Thallus dar, auf den allein früher der Name *Batrachospermum* beschränkt wurde. Aus den Carposporen von *Batrachospermum* geht zunächst wieder ein *Chantransia*-artiger Vorkeim hervor. Der Wechsel zwischen ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Entwicklungszuständen von *Batrachospermum* und solchen mit geschlechtlicher Fortpflanzung, darf nicht als Generationswechsel bezeichnet werden, sondern entspricht vollständig dem vegetativen Sprosswechsel der Lemaneaceen. Denn sowohl die Entwicklungsformen, welche ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen produciren, als auch diejenigen mit geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen sind auch bei *Batrachospermum* nur Theile eines und desselben Thallus. — Der habituelle Unterschied zwischen den Thallusästen, je nachem sie geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen erzeugen, wie er für *Batrachospermum* charakteristisch ist,

fällt bei anderen Nemalieen fort; so bei der marinen *Chantransia corymbifera* und der *Chantransia (Balbiania) investiens* des süssen Wassers, die bei unverändertem Habitus anfangs ungeschlechtliche Sporen ausbildet, später Geschlechtsorgane entwickelt (vgl. die Fruchtbildung, pag. 179, Fig. 2).

Neben diesen beiden *Chantransia*-Species giebt es eine Reihe mariner Chantransien *(Ch. efflorescens, luxurians, velutina)*, von denen man nur ungeschlechtliche Fortpflanzung kennt. Aber auch bei diesen letzteren treten die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen nicht wie bei den anderen Florideen unter der Form von Tetrasporen auf, deren Bildung in dem ganzen Verwandtschaftskreise der Nemalieen zu fehlen scheint. Ausser den genannten Formen giebt es eine Reihe von Nemalieen, bei denen man nur die geschlechtliche Fortpflanzung kennt *(Helminthora, Helminthocladia, Nemalion, Liagora, Scinaia)*, die in dem Bau ihres Procarps vollständig mit *Chantransia corymbifera* und *Batrachospermum* übereinstimmen und mit Ausschluss der letztgenannten Gattung auch im Bau ihres Thallus an die Fruchtäste von *Batrachospermum* erinnern. Nur wird bei ihnen die eine axile Zellreihe von *Batrachospermum* durch einen aus zahlreichen verschlungenen Zellfäden gebildeten Strang ersetzt, der von radial ausstrahlenden kurzen mehrfach dichotom verzweigten Seitenästen bekleidet wird. Es wäre nicht unmöglich, dass weitere Untersuchungen zwischen den zuletzt genannten Gattungen mit geschlechtlicher Fortpflanzung und jenen nur ungeschlechtlich sich vermehrenden *Chantransia*-Formen einen ähnlichen Zusammenhang constatirten, wie SIRODOT ihn zwischen den geschlechtlichen Aesten von *Batrachospermum* und den ungeschlechtlichen *Chantransia*-artigen Vorkeimen annimmt.

SOLMS-LAUBACH, Ueb. d. Fruchtentwicklung von Batrachospermum. (Bot. Zeit. 1867.) — SIRODOT, Observations s. l. dével. des algues d'eau douce compos. le genre Batrachospermum. (Bull. de la Soc. Bot. de France. Tome XXII. 1875.) — SIRODOT, Le Balbiania investiens (Ann. des Sc. nat. sér 6. Tome III.)

Corallineen. Der Thallus der Corallineen ist allen anderen Florideen gegenüber habituell dadurch auf's schärfste gekennzeichnet, dass den Zellmembranen kohlensaurer Kalk so reichlich eingelagert ist, dass der ganze Thallus dadurch steinharte Beschaffenheit annimmt. Nur die der Fortpflanzung dienenden Zellen, resp. Organe sind von dem Verkalkungs-Prozess ausgeschlossen. Bei der Melobesieen ist der flache, dem Substrat mehr oder weniger fest angeschmiegte Thallus in seiner Jugend regelmässig kreisförmig. Er besitzt ein Wachsthum vermittelst gleichwerthiger Initialzellen, welche den ganzen Rand des Thallus einnehmen und durch perikline und radiale Wände gefächert werden. Später wird der Thallusumriss mehr oder weniger unregelmässig, indem einzelne Theile des Randes früher oder später ihre Weiterentwicklung einstellen und der Zuwachs sich unregelmässig auf einzelne Theile des freien Randes lokalisirt. Bisweilen kann auch das scheibenförmige Zusammenschliessen der radialen Zellreihen im Thallus aufgegeben werden und der Thallus aus isolirten Fäden gebildet werden (vergl. pag. 178, Fig. 1 V, *Melobesia callithamnioides*). Das Gewebe des ausgewachsenen Thallus besteht aus einer oder mehreren Schichten von Zellen; den Zellen der obersten Schicht liegt je eine Zelle, die sogenannte Rinden- oder Deckzelle schräg auf und da diese Deckzellen oft nur einen Theil der darunter liegenden Thalluszelle bedecken so schliessen sie nicht zu einer continuirlichen Schicht zusammen, sondern liegen isolirt dem vorderen Ende der einzelnen Zellen auf (vergl. die cit. Figur pag. 178). — Während bei *Melobesia* und *Lithophyllum* das Dickenwachsthum äusserst beschränkt ist, wird dasselbe bei *Lithothamnion*

viel ausgiebiger und führt dahin, dass die oberflächlich angelegten Conceptacula mit Fortpflanzungsorganen allmählich durch das Dickenwachsthum des umgebenden Thallusgewebes überwallt werden. So entstehen nach und nach durch das Dickenwachsthum stumpfe Höcker, welche beim Zerbrechen die Reste überwallter Conceptacula aus früheren Vegetationsperioden als Gewebelücken erkennen lassen. Manche Corallineen *(Corallina mediterranea)* besitzen gleichfalls einen *Melobesia*-artig flachen basalen Thallustheil, von dem erst die Entwicklung fruchttragender Sprosse ausgeht; und die letzteren erreichen hier solche Dimensionen, dass dagegen die basale Thallusscheibe völlig in den Hintergrund tritt und ihre Bedeutung auf die eines Haftorganes reducirt erscheint. Bei anderen *Corallina*-Arten *(C. squamata, virgata)* endlich unterbleibt die Bildung der flachen Basaltheile vollständig und der ganze Thallus beschränkt sich auf die Ausbildung eines den Fruchtsprossen von *Corallina mediterranea* homologen Sprosses. Die aufrechten Fruchtsprosse von *Corallina, Amphiroa* und ihren nächsten Verwandten sind reich zweizeilig verzweigt und dadurch, dass die Verkalkung der Membranen zonenweise unterbleibt, werden sie gelenkartig gegliedert.

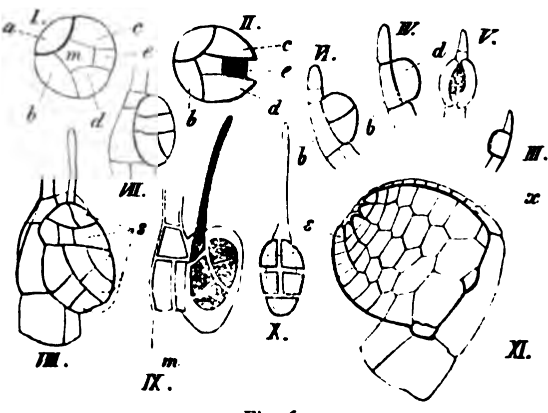
Die Conceptacula, welche Tetrasporen, Antheridien oder Procarpien enthalten, concentriren sich bei den flach kriechenden Formen auf einzelne massiger entwickelte Stellen des Thallus, die sich als stumpfwarzenförmige oder kegelförmige Erhöhungen über die sterilen Thallustheile erheben. Bei *Corallina* entstehen die Conceptacula aus den Spitzen der Thallusäste, während sie bei *Amphiroa* seitlich an den Gliedern der Fruchtsprosse auftreten.

Ueber Procarpbau und Befruchtung vergl. pag. 184. Ueber Brutknospen pag. 187.

ROSANOFF, Recherches anatomiques sur les Mélobésiées. (Mém. d. l. Soc. imp. des Sc. nat. de Cherbourg. Tome XII. 1866.) — THURET, Etudes phycologiques 1878. — SOLMS-LAUBACH, Corallina (Fauna und Flora des Golfes v. Neapel. IV. 1881).

Rhodomeleen. Die Familie der Rhodomeleen umfasst zahlreiche Gattungen, welche durch die gemeinsamen entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge nicht nur bei der Fruchtbildung, sondern ebensosehr auch bei dem Aufbau der vegetativen Thallustheile zusammengehalten, sich zur Bildung einer der natürlichsten Florideengruppen vereinigen. — Das Spitzenwachsthum des Thallus wird vermittelt durch eine Scheitelzelle, in welcher durch annähernd parallele Scheidewände eine Reihe von Segmentzellen abgeschnitten wird. Durch eine Reihe excentrischer Längswände zerfällt ein jedes Segment in eine centrale Zelle (m) und eine Schicht oberflächlicher gleichlanger pericentraler Zellen, deren Zahl meist fünf ist (Fig. 6 I a—e). In anderen Fällen, namentlich bei Arten der Gattung *Polysiphonia*, welche den Rhodomeleentypus in seiner einfachsten Form repräsentirt, treten die Pericentralzellen häufig nur in Vierzahl auf oder aber ihre Zahl steigt bis auf achtzehn bis zwanzig pericentrale Zellen. Bei zahlreichen Polysiphonien bleibt die Ausbildung der einzelnen Segmente der Scheitelzelle auf diesem Entwicklungsstadium stehen. Häufiger wird aber bei den Rhodomeleen der oberflächliche Theil der Pericentralzellen zur Bildung einer kleinzelligen Rinde verwendet und dadurch die bei unberindeten Formen scharf hervortretende Gliederung des Thallus in einzelne Abschnitte, die den ursprünglichen Segmenten der Scheitelzelle entsprechen, äusserlich mehr oder weniger verwischt. Indem der Berindungsprozess in den jedesmaligen oberflächlich gelegenen Zellen des Thallus sich wiederholen kann, hat er ein oft bedeutendes Dicken-Wachsthum des Thallus zur Folge. Die Verzweigung erfolgt aus den noch ungetheilten Segmenten der Sprossspitze

durch seitliches Auswachsen derselben. Diese seitlichen Verzweigungen können werden: entweder zu monosiphonen hyalinen Aestchen, die als Blätter bezeichnet werden können, im ausgebildeten Zustand fast regelmässig gegabelt erscheinen, und an denen bei männlichen Pflanzen die Antheridien auftreten (Fig. 3 IV, pag. 180); oder sie werden zu Procarpien (Fig. 6 II—XI); oder endlich zu Langtrieben vom Habitus des Muttersprosses. In den Gattungen *Placophora*, *Jeannerettia* und *Pollexfenia* verwachsen die sämmtlichen in einer Ebene liegenden Langtriebverzweigungen zu einem flachen blattartigen Körper, während in anderen Gattungen der einzelne Langtrieb durch vorwiegende Entwicklung in diametral entgegengesetzter Richtung flach bandförmige Gestalt annimmt (*Kützingia*, *Lenormandia*, *Vidalia*, *Amansia*). Nicht immer erfolgt die Verzweigung des Thallus bei den Rhodomeleen in der angeführten Weise aus dem ungetheilten Segment exogen. In den Gattungen *Polyzonia*, *Amansia*, *Vidalia*, *Rytiphloea* kommt die Astbildung endogen durch Auswachsen der Centralzelle des schon getheilten Segmentes zu Stande. Während bei der Mehrzahl der Rhodomeleen der Aufbau des Thallus monopodial erfolgt, so dass dieselbe Scheitelzelle dauernd für die Verlängerung des Thallus sorgt, besitzen die Gattungen *Dasya* und *Dictyurus* sympodialen Aufbau. Die Scheitelzelle eines Sprosses wird von einem kräftiger sich entwickelnden Seitenast auf die Seite gedrängt, und an letzterem wiederholt sich der gleiche Prozess nach einiger Zeit. Habituell stimmen die zur Seite geschobenen Sprossspitzen in ihrem ausgewachsenen Zustand mit den seitlich entstandenen hyalinen »Blättern« der Polysiphonieen überein. — Die Spermatien werden gebildet in einer einfachen Zellschicht, welche entweder einen einzelnen fadenförmigen Gabelast des Blattes bekleidet (kätzchenförmige Antheridien: *Polysiphonia* Fig. 3 IV) oder aber grössere zu geschlossenen Flächen entwickelte Abschnitte des Blattes überzieht (blattartige Antheridien: *Laurencia*, *Chondriopsis*, *Rytiphloea*). — Die Bildung der Cystocarpien geht an seitlichen Kurztrieben vor sich und zwar aus einem Segment, das nur wenig unterhalb der Scheitelzelle gelegen ist und sich schon früh durch einseitige Anschwellung vor den wenigen vegetativen Zellen des Kurztriebes auszeichnet (Fig. 6 III). Wie in den vegetativen Segmenten der Pflanze, erfolgt zunächst eine Theilung des zur Fruchtbildung bestimmten Segmentes durch Längswände in eine centrale Zelle und fünf peripherische Zellen (Fig. 6 II und IV). Aus der zuletzt gebildeten Zelle e gehen die Trichogyne und die Carpogonzellen hervor, während



(B. 197.) Fig. 6.

Polysiphonia variegata. I Theilungsschema für die Scheitelzellsegmente (der Rhodomeleen überhaupt) nach Reihenfolge der Buchstaben. — II Querschnitt durch jugendliches Stadium der Cystocarpanlage, e Mutterzelle des Procarp. — III—IV junge Cystocarpanlagen von aussen in Seitenansicht, V in Vorderansicht. — VI—VIII successive Entwicklungsstadien einer Pericarphälfte, bei VIII die Trichogyne schon zwischen den beiden Pericarpschalen hervorragend. — IX Längsschnitt durch eine Cystocarpanlage vom Alter von Fig. VIII mit Trichogyne und carpogenen Zellen. — X das eigentliche Procarp isolirt in Vorderansicht: die fünf oberflächlichen carpogenen Zellen; darunter der Trichophorapparat, bestehend aus Trichogyne und einer Tragezelle. — XI Cystocarp nach erfolgter Befruchtung.

die beiden Nachbarzellen (c und d) sich vorwölbend je eine Hälfte der Fruchthülle oder des Pericarps erzeugen, die in ihrer Form zwei Muschelschalen vergleichbar, das eigentliche Procarp einschliessen (Fig. V). Jede Hälfte der Fruchthüllenanlage verwandelt sich durch mehrfache Zelltheilungen in eine zunächst einschichtige Zellplatte (Fig. VI—VIII), deren freier Rand bei *Polysiphonia* schliesslich von fünf (Fig. VIII s), bei *Laurencia* von zehn Zellen eingenommen wird. Von der Zelle e des Entwicklungsstadiums Fig. II sind inzwischen zwei oberflächlich gelegene Zellen abgeschnitten worden, die in Fig. V in Vorderansicht, in Fig. IX im Längsschnitt erkennbar sind und von denen die obere sich weiter in 4 Tochterzellen theilt (Fig. 6 IX und X). Der von dieser fünfzelligen Schale überwölbte Rest der ursprünglichen Mutterzelle e theilt sich in zwei Zellen (Fig. IX). Von diesen beiden Zellen bleibt die untere, welche in der ganzen Procarpanlage eine centrale Lage einnimmt, unverändert. Die obere entwickelt sich zur Trichogyne und ragt endlich zwischen den Schalenhälften des Pericarpes neben der Spitze des zur Fruchtanlage verwendeten Kurztriebes hervor. Nach der nun möglichen Befruchtung entwickeln sich die fünf oberflächlichen Schalenzellen (Fig. IX X) zu dem Fruchtgewebe, das die Carposporen erzeugt; die Trichogyne geht zu Grunde, die beiden Schalenhälften des Pericarpes verwachsen zu einem geschlossenen Ringwall, dessen zweimal fünf oder zweimal zehn freie Randzellen (s in Fig. VIII und XI) als ebensoviel Scheitelzellen für das nunmehr auswachsende und mehrschichtig werdende Pericarp fungiren. Die Stelle, an der ehemals die Trichogyne zwischen den Pericarphälften nach aussen trat (Fig. XI x), verwächst vollständig.

Die Tetrasporen-bildenden Aeste der Rhodomeleen nehmen häufig einen von den sterilen Verzweigungen abweichenden Habitus an und werden dann als Stichidien bezeichnet.

NAEGELI, Polysiphonia und Herposiphonia (NAEGELI und SCHLEIDEN, Zeitschr. f. wissensch. Bot. Heft III und IV.) — KNY, Ueb. Axillarsprossen der Florideen. (Festschrift z. 100 jährigen Bestehen d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin.) — FALKENBERG, Ueb. endogene Bildung normaler Seitensprossen bei Rhodomeleen. (Nachrichten von der Göttinger Gel. Gesellsch. 1879.) — FALKENBERG, Ueber congenitale Verwachsung am Thallus der Pollexfenieen. (ebenda 1881.) — AMBRONN, Ueber einige Fälle von Bilateralität bei Florideen. (Bot. Zeit. 1880.) — AMBRONN, Ueb. Sprossbildung bei Vidalia, Amansia und Polyzonia. (Sitzber. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenb. 19. März 1880.)

Klasse II.

Algen im engeren Sinne.

Trotz aller Mannigfaltigkeit im äusseren Habitus und in dem Gesammtverlauf ihrer Entwicklung repräsentiren die als Algen im engeren Sinne zusammengefassten Reihen der Melanophyceen und der Chlorophyceen einen einheitlichen Pflanzentypus. Die beiden wesentlichen Merkmale, die ihn charakterisiren, die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen, die geschlechtliche Fortpflanzung durch Zygoten, welche unmittelbar aus der Verschmelzung nackter Gameten hervorgehen, treten zwar mannigfach modificirt auf; der eine oder der andere Vorgang kann uns auch noch unbekannt oder auch ganz unterdrückt sein, — stets finden sich dann aber noch hinreichende Uebereinstimmungen in Merkmalen von untergeordneterer Wichtigkeit, welche einen Zweifel an der Zusammengehörigkeit solcher abweichenden Algenformen mit den typisch entwickelten nicht aufkommen lassen.

Die Zoosporen: Als Zoosporen oder Schwärmsporen bezeichnet man ungeschlechtliche, membranlose Fortpflanzungszellen, welche im Gegensatz zu den Tetrasporen der Florideen und Dictyotaceen eine durch schwingende Cilien und Geisseln bedingte selbständige Bewegungsfähigkeit besitzen. Gewöhnlich haben die Zoosporen kreisel- oder birnförmige Gestalt, indem das bei der Bewegung nach vorwärts gekehrte Ende derselben zu einem mehr oder weniger hervortretenden Schnabel ausgezogen ist (*Ulothrix* Fig. 17 VI, *Oedogonium* Fig. 16 IV Seltener erscheint auch das hintere Ende der Zoosporen zugespitzt, wie bei *Sphaeroplea*, so dass die Zoosporen eine spindelförmige Gestalt zeigen.

Als membranlose Zellen vermögen die Zoosporen vielfach ihre Gestalt zu verändern, sich zu biegen oder den Schnabel mehr oder weniger einzuziehen oder vorzustrecken und endlich, wenn sie zur Ruhe kommen, sich abzurunden. Während der Schnabel resp. das Vorderende der Schwärmspore gewöhnlich farblos ist, zeigt die Zoospore im Uebrigen die Farbe der Mutterpflanze: bei den Melanophyceen braun, bei den Chlorophyceen grün, und wenn sie aus Dauerzellen hervorgegangen sind, in denen das Chlorophyll durch rothen Farbstoff ersetzt wurde (vergl. pag. 173), so sind auch die Schwärmsporen dauernd oder vorübergehend roth gefärbt. — Neben dem grünen oder braunen Farbstoff der Schwärmsporen lässt sich gewöhnlich noch ein deutlich purpurn- oder rothbraungefärbtes Körperchen unterscheiden, das einseitig an der Grenze des hyalinen Theiles der Zoospore auftritt, und in einer Zeit, wo man die Schwärmsporen als Thiere betrachtet hat, als »Augenfleck« bezeichnet wurde.

Der Plasmakörper der Zoosporen enthält meist eine oder mehrere Vacuolen, von denen für eine Reihe von Algen nachgewiesen ist, dass sie periodische Contractionen erfassen. So besitzen die Zoosporen von *Hydrurus*, *Tetraspora*, *Gloeocystis*, *Chaetophora*, *Ulothrix* je eine pulsirende Vacuole, während bei solchen von *Stigeoclonium* und *Draparnaldia* sich zwei Vacuolen finden, deren Contractionen regelmässig mit einander alterniren.

Als Bewegungsorgane der Zoosporen fungiren fadenförmige Verlängerungen des Protoplasma (Cilien, Wimperhaare, Flimmerhaare oder Geisseln), die ihrer Substanz nach der Hautschicht der Zoospore entsprechen. Die Zahl der Cilien schwankt bei den verschiedenen Algen und kann sogar bei verschiedenen Zoosporenformen derselben Alge eine verschieden grosse sein. Während gewisse Zoosporen von *Botrydium* und *Hydrodictyon* (Fig. 20) nur eine einzige Cilie am vorderen Ende besitzen, ist der weitaus häufigste Fall der, dass Zoosporen zwei Cilien tragen. Dieselben stehen bei den Chlorophyceen auf der Spitze des Schnabels (Fig. 20 III X), bei den Melanophyceen sind sie stets seitlich vom Schnabel an der Grenze zwischen dem gefärbten und dem ungefärbten Theil der Zoospore inserirt (vergl. Fig. 8 X). Bei einer Gruppe der Chlorophyceen tragen die Zoosporen 4 Cilien auf der Spitze des Schnabels (*Cladophora*, *Ulva*, Chaetophoreen); bei einer andern (Oedogoniaceen) besitzen die Zoosporen zahlreiche Cilien, die einer ringförmigen Zone inserirt sind, an der Basis des hyalinen Schnabels (Fig. 16 III). Völlig einzigartig steht bisher die Anordnung der Cilien an den Zoosporen von *Vaucheria* da, bei der sie in grosser Anzahl auftreten und mehr oder weniger regelmässig über die ganze Oberfläche der Zoosporen vertheilt sind (siehe »Vaucheriaceen« und Fig. 18 II).

Die Contractionen der Cilien veranlassen die Schwärmbewegung der Zoosporen, welche aus einer Combination verschiedener Bewegungen hervorgeht Einmal findet eine Vorwärtsbewegung der Zoosporen statt, wobei sich der hyaline

Theil derselben stets als das vordere Ende der Zoospore erweist. Gleichzeitig rotirt die Zoospore um ihre Längsachse und endlich findet bisweilen eine dritte Art der Bewegung statt, die namentlich vor dem Aufhören der Schwärmbewegung auftreten kann und dadurch charakterisirt wird, dass die Längsachse der Zoospore ihre feste Lage aufgiebt und die Mantelfläche eines Kegels beschreibt, dessen Spitze mit dem Hinterende der Zoospore zusammenfällt.

Die Zoosporen werden in verschieden grosser Anzahl von der Mutterzelle erzeugt und zwar unterliegt ihre Zahl häufig bei derselben Pflanze bedeutenden Schwankungen. Zu einer einzigen Zoospore wird der Inhalt der Mutterzelle umgeformt bei *Oedogonium, Coleochaete, Ulothrix, Tetraspora, Hydrurus (Vaucheria)*. Gewöhnlich zerfällt indessen der Inhalt der Mutterzelle zum Zweck der Bildung von Zoosporen durch wiederholte Zweitheilung in eine kleinere oder grössere Menge von Primordialzellen, deren Zahl somit bei regelmässig verlaufender Zweitheilung niedrigeren oder höheren Potenzen von Zwei entspricht. Bei den Chaetophoreen entstehen in solcher Weise durch succedane Zweitheilung gewöhnlich 2, 4, 8 oder 16 Zoosporen in einer Mutterzelle. In anderen Fällen, wo das Plasma der Mutterzelle als einfacher Wandbeleg der Membran anliegt und im Innern eine grosse Vacuole umschliesst, findet die Bildung der Zoosporen durch simultane Theilung statt (*Botrydium, Hydrodictyon, Bryopsis, Halosphaera*) und alsdann pflegt ihre Zahl eine sehr viel grössere zu sein: bei *Hydrodictyon* schätzt AL. BRAUN die Zahl der Zoosporen, die von einer Mutterzelle erzeugt werden, auf 7000—20000.

Die Mutterzelle, welche Zoosporen erzeugt, zeigt im einfachsten Falle keine Formenverschiedenheiten gegenüber den vegetativen Zellen der Pflanze, und so verhalten sich sämmtliche Chlorophyceen. — Speciell als Zoosporangium wird die Mutterzelle der Zoosporen gewöhnlich nur in solchen Fällen bezeichnet, wo dieselben eine von den vegetativen Zellen wesentlich abweichende Gestalt annimmt. Doch ist naturgemäss die Grenze für die Benennung als Zoosporangium nicht scharf zu ziehen. Hochentwickelte Zoosporangien finden sich namentlich bei manchen Phaeosporeen (*Ectocarpus*, Mesogloeaceen, *Discosporangium*), während bei anderen die Sporangien äusserlich kaum von vegetativen Zellen sich unterscheiden und dann häufig zu Sorus-artigen Gruppen vereinigt auftreten (Laminarieen, *Phyllitis, Scytosiphon*).

Das Ausschlüpfen der Zoosporen aus der Mutterzelle wird dadurch ermöglicht, dass entweder die ganze Membran der letzteren vergallertet (Chaetophoreen) oder dass sich in der Membran einzelne Löcher (*Cladophora, Chaetomorpha*) oder Risse (*Pediastrum*, Fig. 20 VII) bilden. Seltener öffnen sich die einzelnen cylindrischen Mutterzellen durch einen die ganze Membran in zwei Hälften zerschneidenden Kreisriss (*Microspora, Oedogonium, Sciadium*, Fig. 20 X).

Der Austritt der Zoosporen erfolgt in den meisten Fällen in den frühesten Morgenstunden, nachdem die Bildung der Zoosporen im Verlauf der Nacht eingetreten ist. Eine Erklärung für diese Abhängigkeit vom Licht hat ROSTAFINSKI zu geben versucht. Nach ihm muss der Bildung der Zoosporen eine gleichmässige Vertheilung der in der Zelle vorhandenen Stoffe vorhergehen. Bei Tage wirkt der unter dem Einfluss des Lichtes stattfindende Assimilationsprozess durch Anhäufung der Assimilationsprodukte an einzelnen Stellen der Zelle im entgegengesetzten Sinne, so dass erst nach dem Aufhören der Assimilation und nach gleichmässiger Vertheilung der Assimilationsprodukte die für die Zoosporenbildung nöthigen Theilungen vor sich gehen können.

Der Austritt der Zoosporen aus der Mutterzelle wird meistens begleitet und vielleicht wesentlich unterstützt von einer Vergallertung der innersten Schicht der

Mutterzellmembran. In vielen Fällen ist die Gallertbildung optisch nicht nachweisbar, macht sich aber dadurch kenntlich, dass die Zoosporen nach ihrem Austreten aus der Mutterzelle gewöhnlich eine kurze Zeit als geschlossene Masse liegen bleiben, ehe sie nach allen Seiten auseinander schwärmen. Die Annahme, dass die Zoosporen hier durch gleichzeitig mitausgetretene Gallerte zusammengehalten werden, liegt um so näher, als in anderen Fällen die innerste Membranlamelle der Mutterzelle, als geschlossene Blase deutlich erkennbar, zugleich mit den Zoosporen und diese umhüllend ausgestossen wird (z. B. *Pediastrum*, Fig. 20 VII).

Während in den meisten Fällen die umhüllende Gallert-Blase bei der Berührung mit Wasser bald zerfliesst und die Zoosporen frei werden lässt, bleiben die Zoosporen von *Pediastrum* während der ganzen Zeit ihrer Bewegungsfähigkeit von derselben umschlossen und beenden innerhalb derselben ihre Bewegungen. Die Zoosporen endlich, welche sich in den vegetativen Zellen des Wassernetzes (*Hydrodictyon*) bilden, verlassen ihre Mutterzelle überhaupt nicht, sondern kommen in derselben zur Ruhe.

In allen Fällen ist der Zustand des Schwärmens nur ein vorübergehender von verhältnissmässig kurzer Dauer: oft schon nach wenigen Minuten, in den äussersten Fällen nach etwa drei Tagen werden die Bewegungen schwächer und hören endlich ganz auf, wobei die zur Ruhe kommenden Zoosporen sich entweder haufenweise auf dem Grunde des Wassers ansammeln, oder an untergetauchten Steinen und Pflanzen sich ansetzen. Als Anheftungspunkt dient immer das hyaline Vorderende der Zoospore, welche gleichzeitig ihre Cilien verliert und sich zur Kugelform abrundet. Früher oder später erfolgt im Zusammenhang mit dem Eintritt der Ruhe auch die Umhüllung der Plasmazelle mit fester Membran. Beim Auswachsen der ehemaligen Zoospore zur Form der Mutterpflanze wird der hyaline, cilientragende Theil der Zoospore stets zur Basis der sich entwickelnden Pflanze.

Von den Zoosporen wohl zu unterscheiden, aber mit ihnen häufig zusammengeworfen sind die schwärmenden Individuen der Volvocineengattungen *Chlamydomonas* und *Chlamyd*[illegible] (siehe »Volvocineen«). Von fester Zellmembran umhüllt, stellen sie kein schnell vorübergehendes Entwicklungsstadium dar wie die Zoospooren, sondern repräsentiren die ganze, ausgewachsene vegetative Pflanze und gehen erst bei der Erzeugung von Tochterindividuen zu Grunde.

Wenn bei *Hydrodictyon* und in gewissem Sinne auch bei *Pediastrum* das Schwärmstadium der Zoosporen schon innerhalb der Mutterzelle sein Ende erreicht, so bedarf es nur noch eines kleinen Schrittes in dieser Richtung weiter, um endlich das Schwärmstadium vollständig zu unterdrücken. Innerhalb der im Uebrigen in hohem Grade einheitlich organisirten Gattung *Vaucheria*, lässt sich an ihren verschiedenen Species der Uebergang von der Schwärmzellenform bis zu der Form unbeweglicher Sporen aufs deutlichste verfolgen. Ebenso lässt sich beobachten, dass bei manchen Algen, welche normal Zoosporen bilden, ausnahmsweise der Fall eintreten kann, dass die Zoosporen ohne auszuschwärmen bereits in der Mutterzelle auszuwachsen beginnen. So wird man auch die ruhenden membranbekleideten Sporen, die bei manchen Chlorophyceen (z. B. [illegible]tophoreen) neben den Zoosporen auftreten, als von Zoosporen abgeleitete Bildungen sich vorstellen dürfen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung. Das Produkt der Befruchtung bei den Algen ist die Zygote, zu deren Bildung die gewöhnlich in Zweizahl am Be-

fruchtungsprocess betheiligten Gameten unmittelbar mit einander verschmelzen. Der Akt der Verschmelzung wird als Copulation bezeichnet.

Wenn die Gametencopulation ihrem Wesen nach bei allen Algen und darüber hinaus auch noch bei den Archegoniaten identisch auftritt, so unterliegt doch die äussere Form des Befruchtungsprozesses manchen Veränderungen je nach der Organisation der Gameten, die mit einander copuliren. Bei den niedrigst organisirten Algen findet die Copulation zwischen gleichgestalteten Gameten statt und einen solchen Befruchtungsvorgang kann man als eine Copulation von Isogameten (isogame Befruchtungsform) bezeichnen. An ihre Stelle tritt bei den am höchsten entwickelten Algen eine Gametencopulation, bei der männliche und weibliche Zellen gestaltlich so differenzirt sind, dass man den Sprachgebrauch der Zoologen adoptirend sie als Eier und Spermatozoiden unterscheiden kann. In dem Fall, wo die Gameten so hoch entwickelt sind, kann man von einer oogamen Befruchtungsform sprechen.

Die Isogameten können ihrerseits wieder als bewegliche (Planogameten) oder als unbewegliche Zellen (Aplanogameten) auftreten, so dass sich drei schärfer charakterisirte Formen der Gameten-Copulation unterscheiden lassen:

Copulation von Eiern und Spermatozoiden (oogame Befruchtung).
Copulation von Planogameten }
Copulation von Aplanogameten } (isogame Befruchtung).

a) Copulation schwärmender Gameten (Planogameten). Die Entstehung und das Ausschlüpfen der schwärmenden Gameten entspricht den gleichen Vorgängen, wie sie sich bei der Entwicklung der Zoosporen abspielen. Auch der Bau der Planogameten entspricht völlig demjenigen ungeschlechtlicher Zoosporen, doch sind sie nicht so grossen Verschiedenheiten in Bezug auf die Zahl der Cilien unterworfen. Dieselben treten stets in Zweizahl auf und ihre Insertion entspricht der Cilien-Insertion bei den Zoosporen. Bei den Chlorophyceen tragen die Planogameten die Cilien auf der Spitze des Schnabels, bei den Melanophyceen sind dieselben seitlich an der Schnabelbasis inserirt. Wie die Mutterzellen der Sporen als Sporangien, so können diejenigen der Gameten als Gametangien bezeichnet werden.

Das hyaline Vorderende der Planogameten, welches die Cilien trägt, fungirt gewöhnlich als derjenige Theil, an welchem die beiden copulirenden Zellen zuerst in Contact treten und die Verschmelzung ihrer nackten Plasmakörper beginnt (vergl. Fig. 21 VI b). Doch ist dieses Verhalten kein constantes und zeigt mannigfache Modificationen (z. B. Fig. 19 IV). Bisweilen werden die Planogameten, die sich zur Copulation anschicken, zuerst durch die sich verwickelnden Cilien aneinander gefesselt (bei *Ulothrix* nach DODEL), gewöhnlich verschmelzen sie aber sofort mit ihren hyalinen Schnäbeln oder anderen Stellen des Plasmakörpers. Die Bewegung des Planogametenpaares wird dabei eine unregelmässige intermittirende und nimmt einen taumelnden Charakter an. Allmählich wird die Vereinigung der Planogameten eine innigere, von der ursprünglichen Berührungsstelle anfangend schreitet die Verschmelzung der beiden Zellen weiter fort, während die Einkerbung, welche zunächst die Grenze der beiden copulirenden Zellen bezeichnete, mehr und mehr undeutlich wird und endlich ganz verschwindet. (Fig. 17 IV V). Die Entstehung der neuen Zelle, der Zygote, aus zwei verschiedenen Zellen lässt sich anfänglich noch an der doppelten Anzahl von Cilien und Pigmentflecken erkennen. Dann werden die Cilien eingezogen oder abgeworfen und die Zygote umgiebt sich zur Ruhe kommend mit Membran. Dieses

Stadium tritt gewöhnlich schon nach wenigen Minuten ein; in andern Fallen aber kann die Zygote noch membranlos und mit vier Cilien versehen längere Zeit — bis drei Stunden lang — umherschwärmen (*Monostroma, Endosphaera, Chlorochytrium Lemnae*), bis das Ruhestadium eintritt und die Membranbildung erfolgt. Bis zur vollständigen inneren Vereinigung der Planogameten innerhalb der Zygote, wie sie sich durch die Umlagerung der anfangs getrennten Farbstoffkörper kenntlich macht, können mehrere Tage vergehen.

b) Copulation einer ruhenden und einer schwärmenden Gamete. (Ei und Spermatozoid). Während bei dem vorher betrachteten Fall der Copulation schwärmender Gameten beide Gameten in gleicher Weise am Copulationsprozess betheiligt sind, und es sich nicht unterscheiden lässt, welche von beiden Gameten als die befruchtende und welche als die befruchtete Zelle aufgefasst werden müsse, springt die verschiedene Rolle der beiden Zellen bei der Copulation zwischen einer ruhenden und einer schwärmenden Gamete sofort in die Augen. Die ruhende Gamete, welche bei dem Befruchtungsvorgang nur passiv betheiligt ist, wird als die empfangende, weibliche Zelle, die schwärmende Gamete dagegen als die befruchtende, männliche Zelle bezeichnet werden müssen, und demgemäss unterscheidet man die beiden Gametenformen als Eier und Spermatozoiden. Zwischen den Eiern und den Spermatozoiden bestehen constante und meist sehr bedeutende Grössenunterschiede, indem das Volumen der Eier dem vielfachen Volumen der Spermatozoiden zu entsprechen pflegt. Die Zellen, in welchen die Spermatozoiden gebildet werden, bezeichnet man als Antheridien, diejenigen, in welchen die Eier entstehen, als Oogonien.

Die Spermatozoiden entsprechen nicht nur in ihrer Entstehung, sondern auch in ihrem Bau den Zoosporen, und diese Uebereinstimmung geht so weit, dass bei den Algen, bei welchen neben geschlechtlichen Fortpflanzungszellen auch ungeschlechtliche Zoosporen vorkommen (mit Ausnahme der Vaucheriaceen), die Cilien der Spermatozoiden stets dieselben Insertionsverhältnisse zeigen, wie bei den Zoosporen. Demgemäss sind die beiden Cilien bei den Spermatozoiden der Melanophyceen seitlich am hyalinen Schnabel inserirt; bei denen der Oedogoniaceen wird der Schnabel an seiner Basis von einem Kranz von Cilien umgeben, wie bei den Zoosporen dieser Familie; bei den übrigen Chlorophyceen endlich tragen die Spermatozoiden ihre beiden Cilien auf der Spitze des Schnabels. Die Form der Spermatozoidenzelle zeigen gleichfalls häufig die kurzbirnenförmige Gestalt der Zoosporen; in anderen Fällen ist die Zelle dagegen sehr stark verlängert (*Sphaeroplea, Volvocineen*, Fig. 21 V) und bei den Characeen endlich zeigt sie (Fig. 13) bereits jene schraubenförmig gewundene Gestalt, wie sie die Spermatozoiden der Archegoniaten kennzeichnet. — Die Färbung der Spermatozoiden ist ihrer ausserordentlichen Kleinheit entsprechend eine sehr schwache. Bisweilen scheint sie sich auf einen Pigmentfleck zu beschränken, der an der Basis des Schnabels sich befindet. Bei den Chlorophyceen findet es sich häufig, dass die Spermatozoiden der grünen Chlorophyll Färbung, welche die übrigen Zellen charakterisirt, gänzlich entbehren und sie statt dessen eine leicht gelbliche Färbung zeigen.

Die ruhenden weiblichen Gameten, die Eier, werden in den Oogonien entweder einzeln oder zu mehreren erzeugt, ihre Zahl ist meist eine ganz constante und unterliegt nur da Schwankungen, wo, wie bei *Sphaeroplea*, viele Eier im Oogonium erzeugt werden und die Dimensionen des letzteren auf die Zahl der Eier einigen Einfluss ausubt. Die Eier entstehen, indem sich das gesammte

Plasma des Oogoniums oder der grösste Theil desselben, durch zahlreiche Farbstoffkörperchen intensiv gefärbt, zu einem oder mehreren Plasmaballen contrahirt, die sich mehr oder weniger kugelig abrunden.

Entweder bleiben die Eier im Oogonium eingeschlossen oder sie werden bei der Reife aus dem Oogonium ausgestossen und in dieser Beziehung besteht ein constanter Unterschied zwischen den beiden grossen Reihen der eigentlichen Algen. Bei den Melanophyceen werden die Eier stets aus dem Oogonium ausgestossen, um ausserhalb desselben befruchtet zu werden; bei den Chlorophyceen dagegen mit ruhenden weiblichen Gameten (Coleochaeteen, Characeen, Oedogoniaceen, Sphaeropleaceen, Vaucheriaceen, *Volvox)* bleibt das Ei stets im Oogonium eingeschlossen. Der Zutritt zu dem Ei wird in letzterem Fall den Spermatozoiden dadurch ermöglicht, dass die Membran des Oogoniums an einzelnen Stellen vergallertet oder aufreisst, so dass Communikationswege zwischen dem Innern des Oogoniums und dem umgebenden Wasser, in dem die Spermatozoiden herumschwärmen, hergestellt werden.

Auch in der Organisation der reifen, befruchtungsfähigen Eier scheinen constante Unterschiede zu bestehen, zwischen den Melanophyceen und den Chlorophyceen. Bei den schon genannten Vertretern der letzteren zeigt das reife Ei stets einen oberflächlich gelegenen mehr oder weniger grossen Theil seiner Substanz von Farbstoffkörpern völlig frei: dieser hyaline Theil des Eies wird als Empfängnissfleck bezeichnet, weil er die einzige Stelle ist, an welcher die Spermatozoiden in das Ei der Chlorophyceen bei der Befruchtung einzudringen vermögen. Ein solcher Empfängnissfleck hat bei den Melanophyceen, deren Gameten als Eier und Spermatozoiden differenzirt auftreten, — bei den Fucaceen — bisher noch nicht constatirt werden können, und in der That scheint es als ob hier die Befruchtung an jedem beliebigen Punkte der Oberfläche des Eies vollzogen werden könne.

Wo der Act der Verschmelzung von Spermatozoid und Ei bisher genau hat verfolgt werden können, erfolgt dieselbe in der Art, dass nachdem das Spermatozoid mit dem Schnabel auf den Empfängnissfleck gestossen ist und hier festgehalten, eine Zeit lang bohrende Bewegungen ausgeführt hat, dasselbe in die Plasmamasse des Eies eindringt und sich damit der weiteren Beobachtung fast gänzlich entzieht. Gewöhnlich folgt die Ausbildung der festen Membran um die aus der Copulation von Ei und Spermatozoid hervorgegangene Zygote dem Verschmelzungsprozess der beiden Zellen auf dem Fusse nach und damit wird ein weiteres Eindringen von Spermatozoiden in das schon befruchtete Ei unmöglich gemacht.

c) Copulation nicht schwärmender Gameten (Aplanogameten). Ein Copulationsact, bei welchem beide Gameten specieller Organe für ihre Bewegung gänzlich entbehren, kommt unter den Algen bei der Chlorophyceen-Familie der Conjugaten vor. Die Conjugaten sind einzellige, isolirt oder in fadenförmigen Familien vereinigt lebende Algen, bei denen sich bei der Gametenbildung das Plasma der Zelle zur Bildung einer einzigen Gamete contrahirt. Weder ein Empfängnissfleck noch auch Cilien sind an den Gameten der Conjugaten entwickelt; aus letzterem Grunde sind die Gameten einer selbständigen Bewegung gänzlich unfähig, und haben sie desshalb im Gegensatz zu den schwärmenden Gameten, den Planogameten, die Bezeichnung Aplanogameten erhalten. Da die Aplanogameten, ähnlich wie die unbeweglichen Eier der Chlorophyceen niemals aus den Zellmembranen herausschlüpfen, so ist für die Conjugaten ein eigenthümlicher Prozess, die Conjugation nothwendig geworden, um die Ver-

einigung zweier Aplanogameten möglich zu machen. Es verwachsen nämlich bereits vor der Ausbildung der Aplanogameten zwei Zellen mit Hülfe kürzerer oder längerer Ausstülpungen ihrer Membran mit einander, die mit ihren Spitzen aufeinander stossen. An der Berührungsstelle der beiden Ausstülpungen werden die Membranen, welche die Lumina der beiden verwachsenen Zellen gegen einander abschliessen, resorbirt und durch den so entstandenen Canal treten die inzwischen gebildeten Gameten mit einander in direkte Berührung und verschmelzen mit einander zur Zygote. Die Zellkerne der beiden Gameten vereinigen sich mit einander zum Zellkern der Zygote, ein Vorgang, der auch für die Copulation von Planogameten und von Eiern mit Spermatozoiden wahrscheinlich ist, der aber bei der schwierigen Fixirbarkeit der betreffenden Momente für die mikroskopische Untersuchung bisher nur noch für *Ectocarpus siliculosus* nachgewiesen ist. —

In der Natur stehen sich die drei Formen, unter denen die Gametencopulation bei den Algen auftritt, nicht so schroff gegenüber, wie in der obigen Darstellung, die nur da berechtigt ist, wo es sich darum handelt, einen kurzen orientirenden Ueberblick über die wichtigsten Typen der Gametencopulation zu geben. Denn zwischen der isogamen Befruchtung, wie sie sich in der Planogametencopulation darstellt, und der oogamen Befruchtung ruhender Eier durch bewegliche Spermatozoiden besteht eine fundamentale Differenz gar nicht; es sind diese beiden Befruchtungsformen vielmehr durch Uebergangsglieder verbunden, denen gegenüber man zweifelhaft sein kann, ob man sie dem einen oder dem anderen Typus unterordnen soll, und die in ihrer vermittelnden Stellung eine scharfe Trennung jener beiden Typen wenigstens als völlig ungerechtfertigt erscheinen lassen. Die für die einheitliche Auffassung der habituell so verschiedenen Algenbefruchtungsprozesse wichtigsten Uebergangsglieder werden durch einige Algen aus der Reihe der Melanophyceen repräsentirt, nämlich *Scytosiphon* und *Ectocarpus siliculosus* aus der Familie der Phaeosporeen und durch die Familie der Cutleriaceen.

Die Gameten der beiden genannten Phaeosporeen sind ihrer äusseren Form nach völlig gleiche Planogameten, zwischen denen eine Unterscheidung männlicher und weiblicher Gameten während der Zeit ihres Schwärmens nicht möglich ist. Bevor aber ein Copulationsprozess stattfindet, kommen die einen Planogameten zur Ruhe und dokumentiren sich dadurch als weibliche Gameten, als Eier, welche von den schwärmenden Gameten, den Spermatozoiden, befruchtet werden (vergl. Fig. 9). — Bei den Cutleriaceen ist die Differenz zwischen männlichen und weiblichen Planogameten bereits während des Schwärmstadiums dadurch äusserlich gekennzeichnet, dass zwischen beiden Formen constante und sehr beträchtliche Grössenunterschiede vorhanden sind (vergl. Fig. 8 IV V). Nachdem die grossen weiblichen Planogameten sich beim Uebergang in das Ruhestadium abgerundet und ihren hyalinen Schnabel eingezogen haben, bildet der hyaline Fleck, welcher den Platz des ehemaligen Schnabels andeutet, die einzige Stelle, an welcher eine Befruchtung der zum ruhenden Ei gewordenen Planogamete stattfinden kann, — den Empfängnissfleck. Es bilden die letztgenannten Algenformen in Bezug auf die Befruchtung somit die Vermittelung zwischen dem Typus der Planogametencopulation und der oogamen Befruchtung: der Schwärmzustand der weiblichen Gameten weist noch auf den Charakter der Planogameten zurück, der Umstand, dass der Befruchtungsact erst an der ruhenden Gamete vollzogen wird, entspricht dagegen bereits dem Typus der oogamen Befruchtung. Diese direkt zu verfolgende

Umwandlung einer Schwärmzelle in ein ruhendes Ei ist um so bedeutungsvoller, als PRINGSHEIM schon lange bevor der Befruchtungsprozess der Cutleriaceen und Phaeosporen bekannt wurde, die ruhenden Eier für cilienlose Formenabweichungen von Schwärmzellen erklärt hatte.

Unterzieht man die Gameten der höher entwickelten Algen, von *Scytosiphon* und *Ectocarpus siliculosus* ausgehend und nach aufwärts fortschreitend, einer vergleichenden Betrachtung, so sieht man, dass der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Gameten sich ganz allmählich steigert. Bei *Scytosiphon* und *Ectocarpus* ist derselbe in der äusseren Form der Gameten noch gar nicht zum Ausdruck gelangt; beide Arten Gameten sind äusserlich gleiche Schwärmzellen und ein erster Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Gameten macht sich erst darin geltend, dass die weibliche Gamete vor der Befruchtung in den Ruhezustand übergeht. Bei den Cutleriaceen tritt zu diesen Differenzen auch der erste Unterschied in der äussern Form hinzu, indem die männlichen Gameten stets sehr viel kleiner sind als die weiblichen Gameten. Bei den Fucaceen und den höheren Chlorophyceen bewahren zwar die Spermatozoiden stets den Charakter als Schwärmzellen, aber die weiblichen Gameten besitzen auch nicht einmal mehr einen vorübergehenden Schwärmzustand, sondern sind völlig bewegungslos geworden. Bei den Fucaceen werden die weiblichen Gameten noch aus den Mutterzellen ausgestossen, bei den Chlorophyceen aber findet auch dieses nicht mehr statt, und die Befruchtung der weiblichen Gamete findet bei ihnen innerhalb des Oogoniums — wie bei den Archegoniaten innerhalb des Archegoniums — statt.

In allen diesen Fällen ist der geschlechtliche Gegensatz zwischen männlichen und weiblichen Gameten meist schon in der äusseren Form, mindestens aber in dem Antheil, den beide Gameten am Befruchtungsprozess nehmen, scharf ausgeprägt. Bei der grossen Menge von Algen, bei denen der Copulationsprozess zwischen gleichgebauten, gleichgrossen Planogameten erfolgt, während beide noch im Schwärmzustande sich befinden, fehlt jedes äussere Kennzeichen, welches die beiden copulirenden Gameten als männliche oder weibliche erkennen lässt, und es liegt nun die Frage nahe, ob bei derartig gleichen Gameten bereits sexuelle Unterschiede innerlich entwickelt sind oder ob dieselben in jeder Richtung als Isogameten zu bezeichnen sind, zwischen denen jeder Unterschied fehlt. Es können wol auch in den letzteren Fällen noch geringe Grössenunterschiede zwischen den Planogameten derselben Pflanze vorkommen und die Meinung erwecken, als ob die verschieden grossen Gameten auch verschiedene Geschlechter repräsentirten; aber diese Annahme ist als unbegründet erwiesen worden durch die Beobachtung, dass auch zwei grösste oder zwei kleinste Planogameten wirksam mit einander copuliren können, die Grössenunterschiede also nicht das Merkmal von Geschlechtsdifferenzen sein können, sondern als zufällige zu betrachten sind. Nichts destoweniger liegt die Sache so, dass auch da, wo äusserlich wahrnehmbare Unterschiede zwischen den copulirenden Planogameten nicht vorhanden sind, ein innerer Unterschied zwischen ihnen bereits häufig besteht. Denn es giebt Algen bei denen die in demselben Gametangium erzeugten Planogameten nicht unter einander zu copuliren vermögen (*Ulothrix*, *Acetabularia*), bei denen aber sofort reichlich Copulation eintritt, wenn Planogameten miteinander in Berührung kommen, die verschiedenen Gametangien entstammen. In ähnlicher Weise ist für *Dasycladus* nachgewiesen, dass alle Planogameten, welche dieselbe Pflanze erzeugt, unter einander copulationsunfähig sind, dass sie aber mit den Planogameten

anderer, aber nicht aller beliebigen Individuen copuliren können. Dieser letzte Fall beweist, dass es für die Copulation von *Dasycladus* nicht genügt, dass die Planogameten überhaupt verschiedenen Individuen entstammen, sondern dass die Gameten von Individuen von ganz bestimmt verschiedenem Charakter herrühren müssen, damit die Copulation erfolgen könne. Und dieser ganz bestimmte Gegensatz, der zwischen den Gameten bestehen muss, damit eine Copulation eintrete, kann kein anderer sein als der Gegensatz, der auch sonst bei der Befruchtung der Organismen zwischen männlichen und weiblichen Sexualzellen besteht, und trotz äusserlicher Gleichheit der Planogameten muss bei *Dasycladus* der Gegensatz zwischen männlichen und weiblichen Gameten als innerlich bereits scharf ausgeprägt angenommen werden.

Weniger scharf ist dieser Gegensatz bei *Acetabularia* und *Ulothrix* vorhanden, bei denen es für die Copulation genügt, dass die Gameten nicht demselben Gametangium entstammen. Endlich giebt es aber auch solche Algen mit Planogameten-Copulation, bei denen auch die Erfüllung dieser letzten Bedingung nicht erforderlich ist, und bei denen Planogameten beliebiger Herkunft copuliren können. Bei *Chlorochytrium* copuliren die Gameten noch in der Mutterzelle untereinander; bei *Endosphaera* copuliren die aus derselben Mutterzelle stammenden Gameten unmittelbar nach ihrem Austritt; bei *Hydrodictyon* und *Botrydium* verschmelzen bei der Befruchtung nicht nur zwei Planogameten miteinander, die in derselben Zelle erzeugt werden, sondern die Zahl der Planogameten, die zur Bildung einer Zygote sich vereinigen, kann bis auf sechs steigen. Es entstehen so beim Copulationsprozess sogenannte »Copulationsknäuel«, in denen die Gameten ohne jede Andeutung einer Geschlechtsdifferenz gleichwerthig mit einander verschmelzen.[1])

Es zeigt sich also, dass auch innerhalb der Algengruppe, bei denen die Befruchtung in der Copulation von Planogameten besteht, mannigfache Abstufungen in der Ausbildung des sexuellen Gegensatzes zwischen den copulirenden Gameten sich vorfinden, ohne dass diese in der äusseren Form der Gameten zu Tage treten. Die Planogameten erscheinen äusserlich schliesslich völlig identisch mit den geschlechtslosen Zoosporen, welche ohne Copulationsprozess sich weiter zu entwickeln vermögen. Unter diesen Umständen weiss man bei der äusseren Formgleichheit der Schwärmzellen bisher in vielen Fällen noch nicht, ob gewisse Schwärmzellen als Planogameten oder als Zoosporen zu bezeichnen sind, und in diesem Zweifel befindet man sich zum Theil solchen Algenspecies gegenüber, welche verschiedene Schwärmzellen erzeugen und dadurch die Vermuthung nahe legen, dass die einen ungeschlechtliche Zoosporen, die anderen Planogameten sein möchten.

Der experimentelle Nachweiss, ob Schwärmzellen Zoosporen sind oder Planogameten, hat seine eigenen Schwierigkeiten. Als wichtiges Zeugniss für die Planogameten-Natur einer Schwärmzelle pflegt es betrachtet zu werden, wenn sich constatiren lässt, dass isolirte Schwärmzellen, ohne sich weiter zu entwickeln, zu Grunde gehen. Wenn man auch vielfach mit Recht daraus wird schliessen

[1]) Auch bei *Acetabularia* kommen derartige Copulationsknäuel vor; da aber bei *Acetabularia* eine Gametencopulation nur dann stattfinden kann, wenn in dem Copulationsknäuel mindestens ein fremdes Element vorhanden sein muss, das in einem anderen Gametangium erzeugt wurde so wird man annehmen müssen, dass es sich in diesen Copulationsknäueln um die Befruchtung einer (weiblichen?) Planogamete durch mehrere (männliche?) Planogameten handelt, die aus einem anderen Gametangium herrühren.

können, dass man es hier mit Planogameten zu thun hat, denen solche Gameten, mit denen sie hätten copuliren können, nicht zur Verfügung standen, und die nun nach verfehlter Befruchtung absterben, so muss man doch auch die ungünstigen Lebensbedingungen in Anschlag bringen, unter deren Einfluss in der Cultur auch ungeschlechtliche Zoosporen zu Grunde gehen können ohne sich weiter zu entwickeln. — Auf der anderen Seite beweist auch die Beobachtung, dass eine Schwärmzelle sich ohne Copulationsprozess weiter entwickelt, noch nichts gegen deren Natur als Planogamete; denn für specielle Fälle ist es erwiesen, dass auch echte Planogameten (bei *Ulothrix*, *Ectocarpus pusillus* und *siliculosus*, *Scytosiphon)* ohne vorhergegangene Copulation einer parthenogenetischen Weiterentwicklung fähig sein können. In letzterem Falle stimmt die parthenogenetisch sich entwickelnde Planogamete nicht nur ihrer Form, sondern auch ihrer Function nach, mit den ungeschlechtlichen Zoosporen überein.

Schwieriger als zwischen der Planogametencopulation und der Eibefruchtung durch Spermatozoiden ist die Verbindung zwischen der ersteren Befruchtungsform und der Aplanogameten-Copulation herzustellen, da Uebergänge zwischen diesen beiden Formen nicht bekannt sind. Dass die Aplanogameten nicht Bildungen *sui generis* sind, sondern in bestimmten Beziehungen zu den Planogameten stehen, geht daraus hervor, dass in einer Algenfamilie, die auf Grund ihrer vegetativen Merkmale als eine der natürlichsten bezeichnet werden muss, bei den Volvocineen, neben Planogameten-Copulation und Eibefruchtung durch Spermatozoiden bei einer Species *(Clamydomonas pulvisculus)* Aplanogameten-Copulation nachgewiesen worden ist. Ob aber die Planogameten-Copulation die primäre Art der Befruchtung war, aus der die Aplanogameten-Copulation durch Verlust der Bewegungsfähigkeit der Gameten hervorgegangen ist, oder ob umgekehrt die Aplanogameten die anfänglich allein vorhandene Ausbildungsform der Gameten repräsentiren und die Planogameten erst durch Vervollkommnung aus ihnen sich entwickelt haben, das ist zur Zeit um so schwerer zu entscheiden, als sich Gründe zu Gunsten beider Auffassungsweisen anführen lassen. — Die Momente, welche sich für die Beurtheilung dieser Verhältnisse aus den vergleichenden Heranziehungen der Aplanogameten bildenden Pilze, speziell der Peronosporeen ergeben, finden sich unten in dem Excurse am Schluss der Darstellung der »Conjugaten« zusammengestellt.

Trotz der äusseren Formengleichheit der Aplanogameten finden sich, wie bei den Planogameten, auch bei ihnen bereits innere Verschiedenheiten, welche auf eine Differenzirung in männliche und weibliche Gameten hindeuten. Die Einzelheiten dieses Verhältnisses mögen bei der speciellen Darstellung der Familie der Conjugaten verglichen werden, auf die die Aplanogameten-Copulation unter den Algen im Wesentlichen beschränkt ist.

Die Copulation der Planogameten ist von ihrem Entdecker PRINGSHEIM als die morphologische Grundform geschlechtlicher Zeugung bezeichnet worden. Denn nicht nur lassen sich die übrigen geschlechtlichen Vorgänge bei den Algen im engeren Sinne und durch ihre Vermittelung auch diejenigen bei den Archegoniaten aus der Planogameten-Copulation ableiten, sondern die niedrigsten Formen von Planogameten-Copulation geben uns auch einen Fingerzeig dafür, wie wir uns morphologisch die Entwicklung erster Befruchtungsvorgänge aus Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung vorzustellen haben dürften. Auf einer niedrigsten Entwicklungsstufe mag die Fortpflanzung eine rein ungeschlechtliche vermittelst Schwärmzellen gewesen sein. Später mögen diese völlig gleichwerthigen Zellen mit einander verschmolzen sein und so die einfachste Form von Gameten repräsentirt haben, oder aber sie konnten ohne Copulation als Zoosporen der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen. — Beide Formen der

Fortpflanzung bleiben nun nebeneinander bestehen, aber die Zellen bilden sich verschieden aus, je nachdem sie als Zoosporen oder als Gameten fungiren sollen. Auch zwischen den Gameten machen sich allmählich Unterschiede geltend, die bei einfachsten Formen (*Eremosphaera, Chlorochytrium, Hydrodictyon, Botrydium*) noch gänzlich fehlten. In den bisher neutralen Gameten entwickelt sich ein Gegensatz, der sich zunächst — bei Gleichheit der äusseren Form — darin ausdrückt, dass nicht mehr beliebige Gameten mit einander copuliren können, sondern nur solche, die aus verschiedenen Gametangien (*Acetabularia, Ulothrix*) oder gar aus verschiedenen Pflanzen (*Dasycladus*) herstammen. Ein weiterer Fortschritt besteht darin, dass die äusserlich gleichen Gameten sich bei der Copulation verschieden verhalten, indem die eine Gamete dabei activ als befruchtende männliche, die andere passiv als befruchtete weibliche Gamete fungirt (*Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon*). Zu der verschiedenen Functionsweise gesellen sich nun auch Unterschiede in der äusseren Form der männlichen und weiblichen Gameten, indem zunächst constante Grössenunterschiede (Cutleriaceen) sich geltend machen. Die weibliche Gamete der Cutleriaceen, sowie die von *Ectocarpus* und *Scytosiphon* werden zwar noch als Planogameten angelegt, sind aber im befruchtungsfähigen Zustand unbeweglich. Die Bewegungslosigkeit der weiblichen Gameten findet sich bei allen höheren Algen durchgeführt unter vollständiger Unterdrückung des Schwärmzustandes, der bei den weiblichen Gameten von *Cutleria, Scytosiphon* und *Ectocarpus,* wenigstens noch so lange sie unreif sind, vorhanden ist, wogegen die männlichen Gameten bei allen Algen und Archegoniaten ihren Charakter als Schwärmzellen niemals einbüssen. Bei den Fucaceen werden die weiblichen Gameten noch aus der Mutterzelle ausgestossen; bei den am höchsten organisirten Chlorophyceen (Coleochaeteen, Oedogoniaceen, Sphaeropleaceen, Vaucheriaceen, Characeen, und ebenso endlich bei den Archegoniaten) bleibt die weibliche Gamete in der Mutterpflanze eingeschlossen und wird innerhalb derselben befruchtet.

Die Steigerung des Geschlechtsunterschiedes bei den Algen mit Aplanogameten-Copulation geht parallel derjenigen bei den Planogameten. Die niedrigste Stufe wird repräsentirt durch Desmidiaceen, Mesocarpeen und *Zygogonium*; auf der Höhe von *Ectocarpus* und *Scytosiphon* stehen die Gattungen *Spirogyra* und *Zygnema*. Was endlich die constanten Grössenunterschiede der Gameten betrifft, so könnte *Sirogonium* den Cutleriaceen an die Seite gestellt werden.

Bei einer so allmählich und zum Theil innerhalb derselben natürlichen Familie sich steigernden Ausbildung des sexuellen Gegensatzes, die von den ursprünglich gleichen Gameten zu den scharf sich gegenüberstehenden männlichen (Spermatozoiden) und weiblichen Gameten (Eiern) hinüberführt, ist es klar, dass auch die Gegenüberstellung isogamer und oogamer Befruchtungstypen nur einen sehr untergeordneten Werth hat. Zwischen isogamer und oogamer Befruchtung besteht kein durchgreifender Unterschied, sondern diese beiden Benennungen bezeichnen nur die extremen Formen des gleichen Befruchtungstypus, die Endglieder einer einheitlichen Reihe von Erscheinungen.

Die aus der Verschmelzung der Gameten im Befruchtungsprozess hervorgehenden Zygoten umgeben sich bald mit einer Membran, die da dünner bleibt, wo die Zygoten sich sofort weiter zu entwickeln vermögen ohne einen Ruhezustand durchzumachen. In dieser Lage befinden sich die Melanophyceen, bei denen eine jede Zygote bald nach ihrer Bildung auch bereits zu einer Keimpflanze auswächst. Wo bei den Chlorophyceen die Zygoten keinen Ruhezustand eingehen (Zygoten von *Botrydium* unter gewissen Verhältnissen) oder während der Ruheperiode keine Austrocknung zu befürchten haben (marine Chlorophyceen wie *Acetabularia, Dasycladus*) bleibt die Membran der Zygote zart. Bei den Chlorophyceen des süssen Wassers aber, bei denen die Zygote denjenigen Zustand repräsentirt, in dem die Pflanzen zu überwintern oder sonstige Unterbrechungen der Vegetation, wie sie etwa durch Trockenlegung ihres Standortes verursacht werden, zu überdauern pflegen, wird die Zygotenmembran dicker und zeigt dann auf ihrer Oberfläche häufig warzenartige oder stachelige Erhöhungen, während die Membran eine Differenzirung in verschiedene Schichten erfährt. Unter solchen

Umständen müssen bei der Keimung die wenig dehnbaren Aussenschichten der Zygotenmembran gesprengt werden.

Die Zahl der Keimlinge, die aus einer Zygote hervorgehen, ist bei den verschiedenen Algen eine sehr verschiedene. Ausser den schon erwähnten Melanophyceen entwickeln auch die Zygoten der Characeen, Vaucheriaceen, Zygnemaceen, *Acetabularia*, *Botrydium* nur eine einzige Keimpflanze. Bei anderen Chlorophyceen gehen aus der Zygote aber mehrere Keimpflanzen hervor und in solchen Fällen wird die Keimung der Zygote durch eine Theilung ihres Plasmas eingeleitet. Eine Fächerung der Zygote durch feste Membranwände kommt aber nur in der Gattung *Coleochaete* vor.

Wo mehrere Keimlinge aus der Zygote hervorgehen, da schlüpfen dieselben gewöhnlich (bei den Coleochaeteen, Oedogoniaceen, Sphaeropleaceen, Hydrodictyaceen, Ulothricheen[1]) unter der Form von Zoosporen aus. Die Zahl der aus einer Zygote hervorgehenden Zoosporen wird um so schwankender, je grösser sie wird. *Oedogonium* und *Bulbochaete* entwickeln normal vier Zoosporen aus ihrer Zygote, bei *Hydrodictyon* schwankt die Zahl zwischen zwei und sechs, bei *Sphaeroplea* steigt sie noch höher und bei *Ulothrix* sogar bis auf vierzehn; doch scheinen bei der letzteren Gattung vorherrschend acht Zoosporen aus der Zygote hervorzugehen. Die Zoosporen, die aus Zygoten entstehen, entsprechen in ihrem Bau und ihrer ganzen weiteren Entwicklung denjenigen Zoosporen, welche bei ungeschlechtlicher Vermehrung aus den vegetativen Zellen des ausgewachsenen Thallus erzeugt werden.

Bei den Desmidiaceen gehen aus der Zygote zwei Keimlinge hervor, die aber nicht als Zoosporen ausschlüpfen, sondern unter der Form ruhender Keimzellen auftreten.

Dass die aus der Zygote entwickelten Zoosporen der anderen Chlorophyceen gerade bei den Desmidiaceen, bei denen der Befruchtungsakt in einer Copulation von Aplanogameten besteht, durch unbewegliche Keimzellen ersetzt werden, ist ein interessanter Beweis für den Parallelismus der Organisation zwischen den ungeschlechtlichen und den geschlechtlichen Fortpflanzungszellen. Bei den übrigen Chlorophyceen, bei denen die aus den Zygoten in Mehrzahl entwickelten Keimzellen als Schwärmzellen auftreten, sind auch die Gameten Planogameten, und wo ihre Differenzirung als männliche und weibliche Gameten auch in der äusseren Gestalt durchgeführt und die weibliche Gamete bewegungslos geworden ist, haben wenigstens die Spermatozoiden noch die Form von Schwärmzellen behalten. — Bei den Conjugaten lässt sich mit Ausnahme der Desmidiaceen dieser Parallelismus in der Organisation der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen und der Gameten sonst nicht nachweisen, weil ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen bei den Conjugaten aus den vegetativen Zellen des Thallus nicht gebildet werden, und mit Ausnahme der Desmidiaceen aus ihren Zygoten ein Keimling sich entwickelt, dessen Jugendstadium innerhalb der Zygote verläuft. Es haben daher die beiden unbeweglichen Keimzellen der Desmidiaceen-Zygote ein besonderes Interesse als die einzigen Zellen, welche die Zoosporen anderer Chlorophyceen bei den Conjugaten vertreten.

Parthenogenese. Wenn zwischen den Gameten einer Alge die Copulation aus irgend welchem Grunde nicht stattgefunden hat, so gehen die Gameten gewöhnlich bald zu Grunde. Und namentlich geschieht dies bei solchen Gameten, bei denen der Geschlechtscharakter schon scharf ausgeprägt ist. — Spermatozoiden gehen immer zu Grunde, wenn sie die Befruchtung verfehlt haben, und nur für *Scytosiphon* und *Ectocarpus siliculosus* liegen aus neuester Zeit entgegengesetzte Mittheilungen vor. Bei den genannten Algen sind männliche und weibliche

---

[1]) Vergleiche den Abschnitt »Volvocineen« in Bezug auf die im Wesen gleichen, aber eigenthümlich modificirten Verhältnisse bei dieser Familie.

Gameten beide noch Schwärmzellen, die sich zwar nicht gestaltlich, wol aber functionell wesentlich unterscheiden. Und trotzdem vermögen die männlichen Gameten hier zu sehr schwächlichen Keimpflänzchen sich zu entwickeln.

Weniger selten geschieht es, dass die Eier nach verfehlter Befruchtung einen Versuch machen, sich parthenogenetisch weiterzuentwickeln. Bei den Fucaceen beschränkt sich die Entwicklung auf die Bildung einer Membran und im höchsten Falle auf einige wenige Zelltheilungen, nach denen aber das Ei abstirbt. Häufiger und erfolgreicher ist die parthenogenetische Entwicklung bei den Chlorophyceen, wo sie bei *Oedogonium* und *Bulbochaete* von Pringsheim und Juranyi, bei *Cylindrocapsa* von Cienkowski beobachtet worden ist. Immerhin sind diese Fälle als abnorm zu betrachten. Ihre Verschiedenheit von der Entwicklungsweise normaler Zygoten dokumentiren die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier auch darin, dass die Weiterentwicklung eintritt, ohne dass die Eier ein Ruhestadium eingehen, wie die Zygoten. Ein gleiches Verhalten zeigen auch äusserlich gleichgestaltete Gameten mancher Algen (wie *Ulothrix)*, während anderen die Fähigkeit parthenogenetischer Entwicklung vollständig abgeht.

Gegenüber den zahlreichen vereinzelt beobachteten Fällen von Parthenogenese bei den Algen sind besonders hervorzuheben zwei Fälle von parthenogenetischer Entwicklung von Gameten, die dadurch ausgezeichnet sind, dass sie regelmässiger auftreten und dass die parthenogenetisch sich entwickelnden Gameten in derselben Weise der Ruhezeit bedürfen, wie die aus der Copulation entstandenen Zygoten.

Bei den Conjugaten können einzelne Aplanogameten ohne Copulation alle die Veränderungen eingehen, welche die Zygoten durchzumachen haben, und eine solche aus einer einzelnen Gamete hervorgegangene Pseudozygote erscheint äusserlich vollständig gleich normalen Zygoten, wenn auch eine Keimung bei ihnen noch nicht beobachtet worden ist. Die einzige Alge, bei welcher regelmässig die weibliche Gamete ohne Copulation zur ruhenden Pseudozygote wird, ist *Chara crinita*, von der in Deutschland und Skandinavien nur weibliche Individuen bekannt sind, während anderwärts auch männliche Individuen vorkommen und muthmasslich die Befruchtung in normaler Weise vollzogen wird.

Generationswechsel: Manche Algen besitzen nur eine Fortpflanzung auf geschlechtlichem Wege, wie es bei den Characeen und Fucaceen der Fall ist. Ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen gänzlich entbehrend, erzeugt die die Geschlechtsorgane entwickelnde Pflanze durch Vermittelung der Zygoten direkt wieder eine Tochtergeneration von Geschlechtspflanzen.

Die Frage, ob es umgekehrt auch Algen giebt, bei denen niemals Gameten ausgebildet werden und die in ihrer Fortpflanzung allein auf ungeschlechtliche Vermehrung angewiesen sind, lässt sich zur Zeit noch nicht beantworten: von einer Reihe von Algen, bei denen ein Befruchtungsprozess bisher noch nicht hat beobachtet werden können, scheint es freilich gegenwärtig, dass sie sich nur vermittelst Zoosporen fortpflanzen, aber es ist wahrscheinlich, dass bei manchen dieser Algen sich noch mit der Zeit die Zoosporen zum Theil wenigstens als Gameten entpuppen werden.

In den weitaus zahlreichsten Fällen, wo dieselbe Species ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen und geschlechtliche Fortpflanzung durch Zygoten besitzt, ist die Entwicklung der Zoosporen und der Gameten auf verschiedene Individuen beschränkt, so dass sich ungeschlechtliche Individuen und Geschlechts-

individuen unterscheiden lassen. In diesem Fall erzeugen die Geschlechtsindividuen nicht sofort wieder eine Generation von geschlechtlichen Tochterpflanzen, sondern es wird zunächst eine oder mehrere Generationen von ungeschlechtlichen Individuen erzeugt und erst am Ende dieser Reihe von ungeschlechtlichen Generationen tritt eine neue Gameten bildende Generation auf, welche durch Bildung von Zygoten die Generations-Reihe abschliesst. — Im einfachsten Fall stellt sich der Generationswechsel als ein regelmässiges Alterniren von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen dar, indem das Geschlechtsindividuum durch Vermittlung der Zygoten ungeschlechtliche Individuen erzeugt, die letzteren aber sofort wieder eine Tochtergeneration von Geschlechtspflanzen erzeugen. Häufiger tritt aber an die Stelle der einen ungeschlechtlichen Generation eine längere Reihe von solchen. — Gewöhnlich füllt ein Generationscyklus, mit der Keimung der Zygote beginnend und nach einer Reihe von geschlechtslos fortgepflanzten Generationen mit der Bildung von Zygoten abschliessend, eine Vegetationsperiode vollständig aus. So verhalten sich die Coleochaeteen, Sphaeropleaceen und Volvocineen, deren Zygoten überwintern. Bei den Vaucheriaceen und Oedogonieen ist dagegen die Keimung der Zygote in derselben Vegetationsperiode, in der sie gebildet wurde, beobachtet worden, so dass hier mehrere Generationscyklen in derselben Vegetationsperiode aufeinander folgen können.

Erste Unterklasse: Melanophyceen.

Die Melanophyceen umfassen nur marine Algen[1]); die habituelle Uebereinstimmung auf Grund ihrer braunen Färbung, der Bau der schwärmenden Zellen — und zwar sowol der Zoosporen, wie der schwärmenden Gameten — mit ihren zwei seitlich an der Basis des Schnabels inserirten Cilien, die Befruchtung durch Gametencopulation und die Verschmelzung der Gameten ausserhalb der Mutterpflanze, das sofortige Auswachsen der Zygote sind die wesentlichen Momente, welche die Melanophyceen trotz ihres sehr verschieden gebauten, aber stets vielzelligen Thallus als Angehörige einer einzigen zusammenhängenden natürlichen Verwandtschaftsreihe erscheinen lassen. Die Vereinigung der Gattungen zu grösseren Gruppen stützt sich im wesentlichen auf die verschiedene äussere Ausbildung der Fortpflanzungszellen und das verschiedene Verhalten der Gameten bei der Copulation. Da aber bezüglich des letzteren Punktes für sehr viele Gattungen noch jede sichere Angabe fehlt, so steht die Bildung der grösseren Unterabtheilungen der Melanophyceen dermalen noch auf sehr schwachen Füssen.

Nur die Fucaceen bilden einen natürlichen in sich abgeschlossenen Kreis von naheverwandten Formen, der neben dem Mangel ungeschlechtlicher Fortpflanzung und neben der Concentrirung der Geschlechtsorgane auf sphärische Einsenkungen des Thallus, auf die Conceptacula, durch die vollständige Bewegungslosigkeit der ausserordentlich grossen weiblichen Gameten charakterisirt ist. — Bei den Cutleriaceen giebt es neben den ungeschlechtlichen Schwärmzellen zweierlei schwärmende Gameten, deren verschiedene Geschlechter ähnlich wie bei den Fucaceen

[1]) A. Braun hat eine kleine Süsswasseralge (*Pleurocladia*), die er im Tegeler See bei Berlin entdeckt hat, als Melanophycee bezeichnet, ohne dass mir bekannt wäre, ob sich diese Behauptung auf etwas anderes als die Färbung und die Beobachtung von zwei verschiedenen Sporangienformen stützt, da der Autor nichts darüber publicirt hat und die Untersuchung getrockneten Materiales keinerlei Anhaltspunkte für die Melanophyceennatur besagter Alge bot. Es kann von dem Vorkommen von Melanophyceen im süssen Wasser vorläufig wenigstens ganz abgesehen werden.

durch sehr bedeutende constante Grössenunterschiede auch äusserlich gekennzeichnet sind: die grossen Planogameten sind die weiblichen, sie müssen aber erst ihr Schwärmstadium beendet haben und zur Ruhe gekommen sein, bevor sie befruchtungsfähig sind. Eine dritte Gruppe von allerdings sehr zweifelhaftem Werthe bilden die Tilopterideen, deren Fortpflanzungsverhältnisse noch völlig unbekannt sind. Von den beiden Arten von Fortpflanzungszellen, welche bei ihnen erzeugt werden, betrachtet man die einen als Spermatozoiden, da sie den männlichen Gameten der Cutleriaceen und Fucaceen ausserordentlich ähnlich sehen. Die anderen Fortpflanzungszellen werden als Eier bezeichnet, indem sie durch ihre Bewegungslosigkeit an die weiblichen Gameten der Fucaceen erinnern, wenngleich ihre Ei-Natur durchaus noch nicht erwiesen ist. Im Bau des Thallus sowol wie in der Anordnung der Geschlechtsorgane zeigen sie keinerlei Anklänge an die Fucaceen. — Was von den Melanophyceen nach Hinwegnahme der Fucaceen, Cutleriaceen und Tilopterideen übrig bleibt, kann man als Phaeosporeen zusammenfassen. Allen Phaeosporeen gemeinsam ist die Eigenschaft, dass ihre Fortpflanzungszellen Schwärmzellen sind und dass die sämmtlichen Schwärmzellen einer Species von gleicher Grösse und Gestalt sind, gleichviel ob die Schwärmzellen ungeschlechtliche Zoosporen oder Planogameten sind. Die Gametennatur der Schwärmzellen ist bisher nur für einige Species constatirt worden; über vier Species liegen zwei Mittheilungen vor, deren Resultate aber nicht ganz übereinstimmen (vgl. unten pag. 218).

Die oben gegebene Viertheilung der Melanophyceen muss als eine durchaus künstliche bezeichnet werden, sie wurde aber für die Darstellung der speciellen Verhältnisse der Melanophyceen aus dem praktischen Grunde leichterer Uebersichtlichkeit gewählt. In Bezug auf die natürliche systematische Anordnung, soweit der gegenwärtige Standpunkt unserer Kenntnisse, der dieser rein marinen Pflanzengruppe gegenüber ein sehr dürftiger ist, eine solche überhaupt gestattet, sei auf pag. 230 verwiesen.

Der Umstand, dass bei den Melanophyceen, deren Befruchtung man kennt, auch die weiblichen Gameten zur Zeit der Geschlechtsreife sich von dem mütterlichen Organismus ablösen, um im isolirten Zustand befruchtet zu werden und die Leichtigkeit, mit der man unter diesen Verhältnissen die Gameten verschiedenen Geschlechtes von verschiedenen Species in Berührung bringen kann, hat es nahegelegt, die Gameten der Melanophyceen auf die Möglichkeit einer Wechselbefruchtung zwischen nahe verwandten Species mit grösseren Gametenmengen experimentell zu prüfen. THURET hat in dieser Richtung an den Fucaceen Versuche angestellt, welche für die Gattungen *Ozothalia*, *Himanthalia* und *Fucus* nachwiesen, dass die Eier der einen Gattung nicht durch Spermatozoiden der anderen befruchtet zu werden vermögen. Ebenso wenig konnte innerhalb der Gattung *Fucus* eine Befruchtung der Eier von *Fucus serratus* durch Spermatozoiden von *Fucus vesiculosus* erzielt werden. Wol aber gelang es umgekehrt, durch Befruchtung von Eiern von *Fucus vesiculosus* vermittelst der Spermatozoiden von *F. serratus* entwicklungsfähige Keimlinge zu erhalten und THURET bringt dieses Resultat in Beziehung zu der bekannten variirenden Vielgestaltigkeit des *F. vesiculosus*. Vollständig negative Resultate ergab der Versuch einer Wechselbefruchtung zwischen den beiden *Cutleria*-Species *C. multifida* und *C. adspersa*. Setzt man empfängnissfähigen, zur Ruhe gekommenen Eiern der einen Species lebhaft schwärmende Spermatozoiden der anderen hinzu, so sieht man unter dem Mikroskop die Spermatozoiden ziellos umherirren und endlich absterben, ohne an den Eiern der nah verwandten Species den Befruchtungsprozess vollzogen zu haben. Ganz anders wird das Bild, wenn man auf derartigen Präparaten den Spermatozoiden auch nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei derselben Species hinzusetzt. Wenige Augenblicke genügen, um sämmtliche Spermatozoiden von allen Seiten her, selbst auf eine Entfernung von mehreren Centimetern um das eine Ei zu versammeln.

THURET, Fécondation des Fucacées. (Ann. Sc. nat. ser. 4. Tome II. pag. 206.) — FALKENBERG, Befr. u. Gen.-Wechsel v. Cutleria. (Mitth. d. zool. Station zu Neapel. Bd. I., 1878. pag. 425

1. Ordnung. Fucaceen.

Der Thallus der Fucaceen, stets aus massigem Gewebe gebildet, zeigt eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in seiner Gliederung, die im Falle ihrer höchsten Ausbildung bei der Gattung *Sargassum* kaum wesentliche Unterschiede gegenüber der Gliederung phanerogamer Gewächse aufweist. Die Annäherung an letztere in Bezug auf den Habitus geht bei *Sarg. heterophyllum* und *Anthophycus longifolius* so weit, dass sich zwischen den unteren Blättern und denjenigen der oberen Stengeltheile allmählich in einander übergehende Gestaltunterschiede finden, welche der Formänderung der Phanerogamen-Blätter beim Uebergang von der Laubblatt- in die Hochblattregion entsprechen. In anderen Fällen ist eine Gliederung in Stamm und Blatt gänzlich unterdrückt und der Fucaceen-Körper hat Thallus-Gestalt. Die eigenthümlichste Form nimmt der Thallus bei *Himanthalia lorea* an, bei welcher der ganze vegetative Abschnitt der Pflanze aus einer kleinen gestielten schüsselförmig vertieften Scheibe besteht. Bei *Hormosira* ist der Thallus rosenkranzförmig entwickelt, indem er abwechselnd kugelig angeschwollen und zwischen diesen Anschwellungen stark zusammengezogen ist. Bei anderen Fucaceen ist der Thallus cylindrisch oder mehr oder weniger bandförmig flach ausgebildet. Im letztern Falle tritt er bald mit, bald ohne deutlich vorspringende Mittelrippe auf und seine wiederholt dichotomischen Gabeläste liegen sämmtlich in einer Ebene. Complicirt wird die habituelle Mannigfaltigkeit des Fucaceen-Thallus durch zwei Umstände, nämlich durch die Entwicklung von blasenförmigen Hohlräumen bei vielen Gattungen und durch die Veränderungen, welche das Auftreten der Geschlechtsorgane an den fertilen Partieen des Thallus hervorruft.

Das Gewebe des Fucaceenthallus besteht zu einer gewissen Zeit aus einer centralen Masse langgestreckter Zellen, dem Markgewebe, das von einer aus etwa isodiametrischen Zellen gebildeten Rinde umgeben wird. Die jedesmal äussersten Zellen dieser Rinde sind theilungsfähig und bewirken das längere Zeit andauernde primäre Dickenwachsthum des Thallus. Indem die oberflächlichen Rindenzellen sich nicht nur durch tangentiale Wände theilen, sondern nach Bedürfniss auch durch radiale Wände gefächert werden, nimmt die Grösse der einzelnen Rindenzellen im ausgewachsenen Thallus von innen nach aussen ab, während umgekehrt die Zahl der radialen Zellreihen, welche aus dem Theilungsprozess der oberflächlichen Zellen hervorgehen, gegen die Peripherie des Thallus hin beständig zunimmt. Die innersten Rindenschichten, welche an das Markgewebe unmittelbar angrenzen, werden später der Ausgangspunkt weiterer Entwicklungsvorgänge: durch seitliche Ausstülpung erzeugen sie fadenförmige Aeste vom Habitus der Pilzhyphen. Diese wachsen, unterstützt durch die gallertartige Beschaffenheit der älteren Zellwände der Fucaceen, zwischen die Zellen des Markgewebes hinein, indem sie diese auseinander drängen, so dass die isolirten Markzellen schliesslich durch ein dichtes Gewirr von Hyphenfäden von einander getrennt sind. Die so bewirkte Volumenzunahme des centralen Theiles, das secundäre Dickenwachsthum des Thallus, führt aber schliesslich dahin, dass auch die Zellen der innersten Rindenschicht auseinander gedrängt werden, während der Hyphenbildungsprozess auf die nächst äusseren Rindenschichten, welche noch ihren Zusammenhang wahren, sich fortsetzt. — Der Längenzuwachs des Fucaceenthallus[1]) scheint stets

[1]) KNY, Ueber echte und falsche Dichotomie. II. (Bot. Zeitung. 1872, pag. 699.) — ROSTAFINSKI, Beiträge z. Kenntniss der Tange. Heft I. 1876. — KNY, Das Scheitelwachsthum

durch einen terminal gelegenen Vegetationspunkt bewirkt zu werden und zwar schliesst sich das Spitzenwachsthum, soweit es bei den Fucaceen bekannt ist, zwei verschiedenen Typen an. Die einen Gattungen wie *Cystoseira, Sargassum, Halidrys, Himanthalia,* wachsen mittelst einer tetraedischen Scheitelzelle, deren Segmentirung parallel zu den drei Längswänden der Scheitelzelle erfolgend, derjenigen der Equisetumscheitelzelle entspricht.[1]) Der zweite Wachsthumstypus wird repräsentirt durch diejenigen Gattungen, welche mittelst einer aus gleichwerthigen Initialen bestehenden Scheitelkante wachsen. Bei *Fucus* zeigen diese Initialen, die hier in Form vierseitiger abgestutzter Pyramiden in einer Reihe neben einander liegend mit ihren Gipfeln den Grund der spaltenförmigen Vertiefung der Thallusspitze einnehmen, nach ROSTAFINSKI's Angaben eigenthümliche Segmentirungsverhältnisse. Es werden in ihnen abwechselnd basale Segmente (parallel zur Grundfläche der pyramidalen Initiale) und seitenständige Segmente (parallel zu den Seitenflächen) abgeschnitten. Die basalen Segmente liefern nur Markzellen, während aus den seitlichen Segmenten im wesentlichen die Rinde sich aufbaut; doch können die untersten Theile der Seitensegmente auch zur Bildung von Markzellen verwendet werden.

Die Verzweigung der thallösen Fucaceen, die bisher allein daraufhin untersucht worden sind, geht aus einer Dichotomirung des Vegetationspunktes hervor, gleichviel ob letzterer durch eine Scheitelzelle *(Himanthalia)* oder durch eine Scheitelkante *(Fucus)* repräsentirt wird. Durch schwächere Ausbildung eines Gabelastes kann später der Anschein einer monopodialen Entwicklungsweise des Thallus mit seitlicher Verzweigung hervorgerufen werden. Ausser dieser normalen, aus dem Vegetationspunkt stattfindenden Verzweigung kommt noch die Bildung adventiver Sprosse bei den Fucaceen vor, die namentlich häufig an den fleischigen basalen Haftscheiben sich geltend macht, mit denen die Fucaceenpflanzen gewöhnlich am Substrat befestigt sind. Nach REINKE erfolgt die Anlage der Adventivsprosse endogen und zwar geht dieselbe von Hyphenfäden aus.

Die blasenförmigen Hohlräume des Fucaceenthallus, welche nach ROSANOFF reinen Stickstoff enthalten, stellen die einzigen Intercellularräume im Thallus der Fucaceen überhaupt dar: bei ihrer Entstehung wird durch die Ausscheidung des Gases das umgebende Gewebe mit seinen gallertigen Membranen auseinander getrieben und zusammengedrückt. Bei thallösen Fucaceen-Formen erscheint die Ausbildung der Blasen nicht auf bestimmte Abschnitte des Thallus beschränkt und die Blasen treten hier unter der Form runder oder ovaler Auftreibungen des Gewebes auf. Bei anderen Gattungen, die sprossartige Gliederung zeigen, werden bestimmte kurze Seitenästchen blasenförmig aufgetrieben, so dass dieselben die Gestalt gestielter Beeren annehmen *(Sargassum)*. In Bezug auf die physiologische Deutung der Blasen wird angenommen, dass dieselben bei den oft sehr bedeutenden Dimensionen des Fucaceenthallus (ebenso wie bei gewissen Phaeosporeen aus der Familie der Laminarieen) als Schwimmorgane zu dienen haben.

Die Bildung des sogenannten Sargasso-Meeres in der nördlichen Hälfte des atlantischen Oceans wird wesentlich durch die Schwimmblasen der Sargassen ermöglicht. Die durch Stürme an der amerikanischen Küste abgerissenen *Sargassum*-Theile werden durch die Strömungen auf die hohe See hinausgetrieben und sammeln sich schliesslich — an der Oberfläche schwimmend —

---

einiger Fucaceen. (Bot. Zeitung 1875. pag. 450.) — REINKE, Ein paar Bemerkungen üb. Scheitelwachsthum bei Dictyotaceen und Fucaceen. (Bot. Zeitung 1877. pag. 457.)

[1]) Bei *Pelvetia* ist zwar eine sogenannte Scheitelzelle vorhanden, in der aber eine regelmässige Segmentirung bisher nicht hat beobachtet werden können.

in dem strömungsarmen Theile des atlantischen Oceans zwischen dem Golfstrom und der von der afrikanischen Nordwestküste zur südamerikanischen Nordküste verlaufenden Strömung in oft beträchtlichen Mengen an. Einer weiteren Entwicklung sind diese schwimmenden Fragmente aber nicht fähig, sondern sie gehen langsam zu Grunde.

Die Fortpflanzung der Fucaceen findet durch Zygoten statt, die aus der Befruchtung ruhender Eier durch schwärmende Spermatozoiden hervorgehen und deren Bildung an den europäischen Küsten meist im Laufe des Winters erfolgt. Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane entstehen in Conceptakeln (Fig. 7 I), welche in ihrer Structur so vollständig mit den sogenannten Fasergrübchen übereinstimmen, dass diese letzteren direkt als sterile Conceptacula betrachtet werden können. Als Fasergrübchen bezeichnet man sphärische bis ellipsoidische Hohlräume, welche dem Rindengewebe des Thallus eingesenkt sind und nur durch eine kleine Mündungsöffnung mit dem umgebenden Wasser communiciren. Von dem kleinzelligen lockeren Gewebe, welches die Wand des Fasergrübchens bildet, erheben sich zahlreiche aus einer einzigen Zellreihe gebildete Fäden, die Sprossfäden oder Paraphysen, welche gegen die Mündung des Fasergrübchens hin convergiren und sich zum Theil unter der Form eines Haarbüschels aus dieser noch über die Thallusoberfläche erheben. Bei den fertilen Conceptakeln (Fig. 7 I) treten auf der innern Wand der Höhlung neben den Paraphysen, die hier nur wenig oder gar nicht aus der Mündung hervorzuragen pflegen, noch die Fructificationsorgane in Form von Oogonien und Antheridien auf. —

Fig. 7. (B. 198.)
I Weibliches Fucaceen-Conceptaculum im Längsschnitt schematisch. — II Antheridien (a) tragendes Haar von *Ozothalia nodosa.* — III Ausgestossener Inhalt des Antheridiums. — IV Spermatozoid. — V Oogonien von *Ozothalia* o mit Eiern, o_1 entleert. — VI Die vier ausgestossenen Eier von gallertiger Membran zusammengehalten. — VII Ein isolirtes Ei von Spermatozoiden umschwärmt. (II—VII nach Thuret.)

Die Bildung der Hohlräume der Conceptacula beziehentlich der Fasergrübchen wird in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes nach Bower dadurch eingeleitet, dass eine der radialen Zellreihen, welche die oberflächlichen Partieen der Rinde bilden, ihr Wachsthum sistirt und schliesslich zu Grunde geht. Der dadurch entstehende anfangs kurzcylindrische Kanal erweitert sich später zu flaschenförmiger bis kugeliger Gestalt unter lebhafter Theilung derjenigen Zellen, welche die abgestorbene Zellreihe begrenzten. Bower, On the Development of Conceptacle in the Fucaceae. (Quart. Journ. of Microscop. Science. January. 1880.)

Männliche und weibliche Fructificationsorgane sind bei manchen Fucaceen in demselben Conceptaculum vereinigt nnd dann stehen sie entweder regellos zwischen den Paraphysen vertheilt *(Halidrys, Pelvetia, Carpoglossum, Myriodesma, Fucus platycarpus)* oder aber die Oogonien nehmen den Grund des Conceptaculums ein, während die Antheridien seinen oberen Theil in der Nähe der Mündung bekleiden *(Cystosira fibrosa, Cyst. discors, Pycnophycus).* Bei andern Fucaceen sind die Conceptacula eingeschlechtig *(Himanthalia, Ozothalia, Fucus serratus,*

F. vesiculosus, F. ceranoides) und die Entwicklung männlicher und weiblicher Conceptacula findet dann gesondert auf verschiedenen Pflanzen statt.

Die fertilen Conceptacula stehen entweder gleichmässig über den ganzen Thallus oder doch über grosse Theile desselben vertheilt *(Splachnidium, Durvillaea, Myriodesma)* und dann finden sich auch Conceptacula auf solchen Abschnitten des Thallus welche durch Gasausscheidung zu Schwimmblasen erweitert sind *(Cystos. fibrosa)*. Oder aber sie concentriren sich auf die fleischig verdickten Spitzen des Thallus, während sie an den unteren Theilen desselben durch spärlicher gestellte Fasergrübchen vertreten werden *(Fucus, Ozothalia, Pycnophycus, Pelvetia)*. Bisweilen unterscheiden sich auch die fertilen Thallusabschnitte ausser durch ihre fleischige Verdickung noch durch besondere, oft schotenförmige Gestalt *(Halidrys, Scytothalia, Blossevillea)*. Am weitesten geht aber der Gestaltsunterschied zwischen dem sterilen und dem fertilen Abschnitte des Thallus bei *Himanthalia lorea:* hier besteht der sterile Theil des Thallus aus einer kleinen schüsselförmig vertieften Scheibe, während der mit Conceptakeln besetzte Theil des Thallus bis zu 3 Meter Länge riemenförmig entwickelt und wiederholt gegabelt aus dem Grunde der Schüssel hervorragt.

Bei den schärfer gegliederten Formen von *Sargassum* beschränkt sich das Auftreten der Conceptacula auf bestimmte blattachselständige Zweigsysteme, so dass der fructificirende Theil der Pflanze den Habitus einer zusammengesetzten Inflorescenz annehmen kann.

Die männlichen Geschlechtsorgane oder Antheridien der Fucaceen sind in grösserer Anzahl reichverzweigten, aus einer Zellreihe gebildeten Fäden (Fig. 7 II inserirt, an deren Verzweigungen sie terminal stehen. Die Antheridien haben länglich ovale Form, sind einfächerig und entwickeln in ihrem Innern zahlreiche birnförmige Spermatozoiden (Fig. 7 IV), die einen rothen Pigmentfleck und zwei seitlich unter der schnabelförmigen Spitze inserirte Cilien besitzen. Wenn die Wand des reifen Antheridiums sich an seiner Spitze öffnet, um die Spermatozoiden austreten zu lassen, so bleiben die letzteren bei manchen Gattungen *(Fucus, Ozothalia, Pelvetia, Himanthalia)* zunächst nach ihrem Austritt noch von der innersten Lamelle der Antheridienmembran eingeschlossen (Fig. 7 III), in andern Fällen (bei *Halidrys, Pycnophycus, Cystosira)* werden die Spermatozoiden sofort nackt aus den Antheridien ausgestossen, wenngleich sie auch hier noch kurze Zeit zu einer traubenförmigen Masse vereinigt bleiben. In beiden Fällen gelangen die Spermatozoiden bald hinaus ins Freie, indem die gegen die Mündung des Conceptaculums reusenartig zusammenneigenden Paraphysen ihnen gewissermassen den Weg vorschreiben. Die Entleerung der reifen Antheridien (ebenso wie der Oogonien) wird bei denjenigen Fucaceen, deren Standort zur Ebbezeit freigelegt wird, durch den Wasserverlust des Gewebes während der Ebbezeit befördert Die während der Ebbe ausgetretenen Spermatozoiden sammeln sich in grossen Mengen vor der Mündung des Conceptaculums an, um bei wieder eintretender Benetzung durch die steigende Fluth auseinander zu schwärmen.

Die weiblichen Geschlechtsorgane, die Oogonien (Fig. 7 V), entstehen aus der Endzelle unverzweigter zweizelliger Fäden, welche die Wand des Conceptaculums bekleiden. Die untere Zelle des Fadens fungirt als Stiel, der bisweilen so kurz ist, dass die Oogonien der Wand des Conceptaculums unmittelbar auf zusitzen scheinen. Der Inhalt des Oogoniums bleibt entweder ungetheilt und formt sich zu einem einzigen Ei um *(Pycnophycus, Himanthalia, Cystosira)* oder er zerklüftet sich in zwei *(Pelvetia)*, vier *(Ozothalia)*, oder acht Theile *(Fucus*

die Eier. Solange die Eier noch im Oogonium sich befinden, füllen sie den Hohlraum desselben vollständig aus, (Fig. 7 V o). Sobald aber die äusserste Oogoniumwand gesprengt ist und die Eier nur noch von der leicht quellbaren innersten Wandlamelle umgeben aus dem Oogonium ausgestossen sind (Fig. 7 V o_1 u. VI), beginnen die bis dahin durch gegenseitigen Druck polyedrischen Eier sich abzurunden. Die sie noch umhüllende gemeinsame Membranlamelle wird entweder gesprengt *(Fucus)* oder löst sich bald vollständig im Wasser auf *(Ozothalia)*, so dass die nunmehr befruchtungsfähigen unbeweglichen Eier frei daliegen. Nur bei *Pelvetia* bleibt die gemeinsame Umhüllung als eine persistirende Gallertschicht erhalten, welche die beiden Eier umschliesst ohne indessen den Zutritt der Spermatozoiden zu den Eiern zu verhindern.

Um das befruchtungsfähige membranlose Ei versammeln sich nunmehr die Spermatozoiden (Fig. 7 VII) und legen sich bisweilen an dasselbe in so grosser Anzahl an, dass sie nicht selten durch ihre Bewegungen das Ei in Rotation versetzen, obwol nach THURET's Schätzung das Volumen der Eier von *Fucus serratus* etwa demjenigen von 30—60000 Spermatozoiden gleichkommt. Die Form des Befruchtungsactes selbst zu constatiren haben die bedeutenden Dimensionen der Eier und die in Folge ihrer Pigmentirung damit verknüpfte Undurchsichtigkeit bisher verhindert. Dass aber eine Befruchtung stattfinden muss, ist experimentell ausser Frage gestellt: Eier, die dem Contact mit Spermatozoiden entzogen werden, vermögen sich nicht weiter zu entwickeln und sterben meist ab, ohne sich auch nur mit fester Membran umhüllt zu haben. Solche Eier dagegen, die nicht isolirt werden, umgeben sich stets mit Membran und documentiren durch die bald in ihnen auftretenden Zelltheilungen ihre Fähigkeit zu weiterer Entwicklung. — Ueber die Art der Einwirkung der Spermatozoiden auf das Ei sind von THURET und PRINGSHEIM verschiedene Ansichten ausgesprochen worden: nach THURET soll die Befruchtung durch blossen Contact der Spermatozoiden und der Eier zu Stande kommen. Alle sonstigen Erfahrungen in Betreff des Befruchtungsvorganges bei den Algen lassen aber darauf schliessen, dass in der That — wie PRINGSHEIM es annahm — eine vollständige Verschmelzung von Spermatozoiden mit dem Ei stattfindet. Eine andere Frage ist die, ob die Befruchtung eines Eies nur durch ein Spermatozoid oder durch mehrere bewirkt wird. Nach PRINGSHEIM findet das letztere statt und diese Annahme ist auch deswegen wahrscheinlich, weil die ganze Oberfläche des Fucaceen-Eies in gleicher Weise für die Einwirkung von Spermatozoiden empfänglich zu sein scheint, während bei anderen Algen die Empfängnissfähigkeit auf einen bestimmt umschriebenen, äusserlich unterscheidbaren Theil der Oberfläche eingeschränkt ist.

THURET, recherches sur la fécondation des Fucacées. (Ann. des Sc. nat. ser. 4. Tome 2.) — PRINGSHEIM, Ueb. die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes. (Monatsber. d. Berlin. Akad. 1855.)

Die durch den Befruchtungsact gebildete membranumhüllte Zygote der Fucaceen entwickelt sich sofort weiter ohne ein Ruhestadium einzugehen. Sie verliert zunächst ihre Kugelgestalt und wird birnförmig, wobei das schmälere Ende des Keimlings der Basis des künftigen Thallus entspricht. Die obere Endzelle des Keimlings, der anfangs aus einer einfachen Zellreihe besteht, zerfällt zunächst in vier Quadrantenzellen, aus deren weiteren Theilungsprodukten sich die in Mark und Rinde gegliederte Gewebemasse des eigentlichen Thallus aufbaut, während aus den basalen Zellen, dem Prothallus ROSTAFINSKI's, das spätere Haftorgan des Thallus hervorgeht. Nachdem der Keimling etwa

½—1 Millim. Länge erreicht hat, pflegt auf dem allmählich schüsselförmig sich vertiefenden Gipfel ein Büschel von haarförmigen Zellfäden aufzutreten, und die Entwicklung des Keimlings verlangsamt sich ausserordentlich. Ueber dieses Stadium hinaus ist leider die Untersuchung der weiteren Entwicklungsgeschichte der Fucaceenkeimlinge resultatlos gewesen: es ist noch nicht geglückt die Art und Weise festzustellen, in welcher aus den anfangs gleichwerthigen Zellen auf dem Scheitel des Keimlings die Scheitelzelle oder die Mehrzahl von Initialen sich constituirt. Da die Haarbüschel aber zweifellos in den meisten Fällen terminal auftreten und den ganzen Gipfel des Keimlings für ihre Bildung absorbiren, so ist es wahrscheinlich, dass die Anlage des neuen Vegetationspunktes nicht terminal erfolgt. Nicht unmöglich wäre es sogar, dass jene Fucaceenkeimlinge, deren Gipfel ein Haarbüschel erzeugt hat, überhaupt weiterer Entwicklung unfähig sind: wenigstens wird an älteren *Fucus*-Sprossen häufig das Erlöschen der Thätigkeit des Vegetationspunktes von dem Auswachsen seiner Zellen zu Sprossfäden und einer Umwandlung des ganzen Thallusgipfel zu einem Fasergrübchen begleitet.

Trotz dieser Lücken unserer Kenntniss des Entwicklungsganges der Fucaceen gestatten doch die ältesten Stadien der Fucaceenkeimlinge, die man kennt, den Schluss, dass aus der Zygote direkt wieder der Geschlechtsorgane tragende Thallus hervorgeht, zumal bei dem Mangel jeglicher ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen die Möglichkeit eines Generationswechsels ausgeschlossen ist.

2. Ordnung. Cutleriaceen.

Die kleine Ordnung der Cutleriaceen, gebildet aus den Gattungen *Cutleria* und *Zanardinia* ist charakterisirt durch constant verschieden grosse Planogameten, von denen die grossen weiblichen vor der Befruchtung zur Ruhe kommen. — Im Gegensatz zu den Fucaceen besitzen sie auch ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen.

Der Geschlechts-Organe entwickelnde Thallus ist bei beiden Gattungen ziemlich gleich gebaut; er unterscheidet sich wesentlich nur dadurch, dass bei *Cutleria* der Thallus aufrecht wächst und Antheridien und Oogonien auf verschiedenen Exemplaren auftreten, während er bei *Zanardinia* monöcisch ist und auf der Unterseite Wurzelhaare bildend dem Substrat aufliegend kriecht. Letzterer Umstand bedingt bei *Zanardinia* auch in der anatomischen Structur und in der Vertheilung der Geschlechtsorgane *Cutleria* gegenüber Abweichungen. Der fleischige Thallus ist bei beiden Gattungen mehrschichtig, flach und rippenlos, fächerförmig ausgebreitet; bei *Cutleria* gewöhnlich durch radial verlaufende, vom Vorderrande mehr oder weniger tief eindringende Einschnitte unregelmässig in zahlreiche breitere oder schmalere Streifen gespalten.

Der Zuwachs des Thallus erfolgt an seinem freien Vorderrand aber nicht durch randständige Initialen. Das Thallusgewebe löst sich vielmehr am Rande fransenförmig in zahlreiche einzelne Zellfäden auf (Fig. 8 I), die in etwa drei oder vier Schichten übereinander liegen. Jeder dieser Randfäden hat in seinem unteren Theile seinen eigenen Vegetationspunkt, dessen Lage an den noch dicht gedrängt stehenden jüngsten Zellwänden sofort zu erkennen ist. Die Zellen, welche in diesen Partialvegetationspunkten angelegt werden, dienen auf der dem freien Ende des Fadens zugewendeten Seite der Verlängerung des freien Fadenendes, das von seiner Spitze her in beständigem Absterben begriffen ist. Die Zellen, welche der Vegetationspunkt gegen die Basis des Fadens hin abgliedert, dienen dem Zuwachs des Thallusgewebes, das in seinen ersten Anfängen dadurch zu Stande kommt,

dass die neu zuwachsenden Basaltheile der Randfäden seitlich mit einander auf das innigste verwachsen. Indem die Verwachsung zwischen benachbarten Fadengruppen in unregelmässiger Weise unterbleibt, kommen bei *Cutleria* die unregelmässigen Einschnitte des Thallus zu Stande. Anfangs lassen sich die Grenzen der aus einem Vegetationspunkt hervorgehenden Zellcomplexe noch deutlich erkennen, an den älteren Partien des Thallus werden sie aber in demselben Maasse undeutlicher, wie die genau-radiale Anordnung der Zellreihen verwischt wird, und der ganze Bau des Thallus lässt in nichts mehr darauf schliessen, dass er aus der Verschmelzung isolirter Zellreihen hervorgegangen ist. Schon früh, und zwar zum Theil schon an den noch nicht verwachsenen Partieen der Randfäden treten die ersten Längstheilungen in den jungen Zellen auf. Die weiteren Theilungen beschränken sich auf die oberflächlichen Zellen des Thallus und führen zur Bildung einer aus kleineren Zellen bestehenden Rinde, die bei *Cutleria* gleichmässig um den ganzen Thallus ausgebildet ist, bei dem kriechenden *Zanardinia*-Thallus dagegen nur auf der freien Oberseite zur Entwicklung gelangt. Bei Ausbildung der Rinde wird bereits nicht mehr auf die Entstehung des Thallus aus einzelnen Zellreihen Rücksicht genommen, sondern das Thallusgewebe bereits als Ganzes betrachtet.

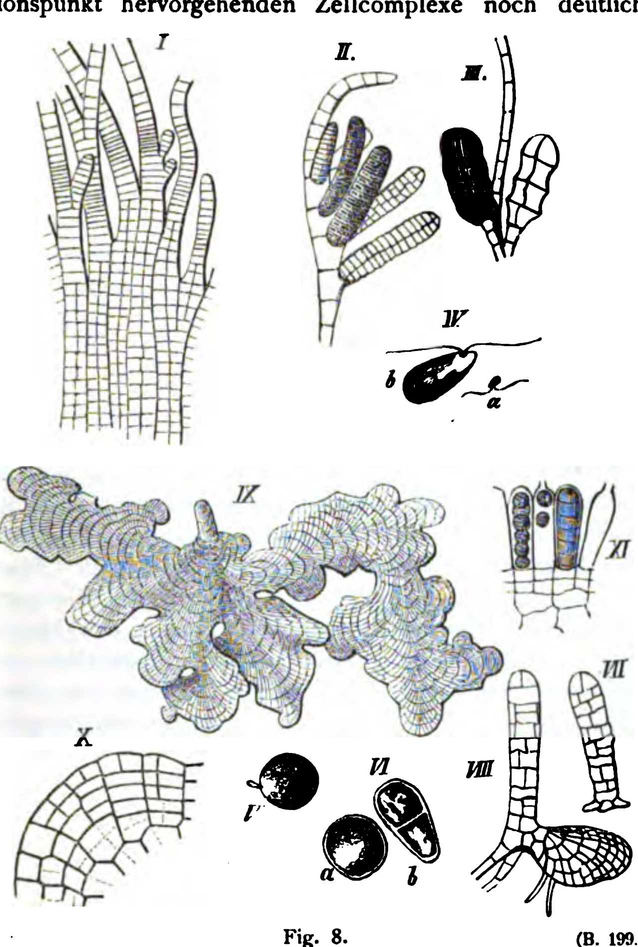


Fig. 8. (B. 199.)

I Theil des Vegetationspunktes von *Zanardinia* mit sechs Partialvegetationspunkten. — II Antheridien. — III Oogonien von *Cutleria multifida* rechts entleert. — IV Spermatozoid (a) und schwärmendes Ei von *Cutleria* (b). — V Zur Ruhe gekommenes Ei im Moment der Befruchtung. — VI Zygote (a) und ihr erstes Keimungsstadium (b). — VII keulenförmiger Keimling. — VIII desgleichen mit seitlichem, kriechendem Flachspross. — IX acht Monate alte, in der Cultur erzogene Keimpflanze mit keulenförmigem Fuss und flachem vielverzweigtem *Aglaozonia*-Spross. — X Vegetationspunkt der aus *Cutleria*-Zygoten erzogenen *Aglaozonia*-Sprosse. — XI Zoosporangien von *Zanardinia*.

Bei der fächerförmigen Entwicklung des Thallus geht mit der Verlängerung desselben auch eine Verbreiterung seines Vorderrandes, an dem der Zuwachs

stattfindet, Hand in Hand, und zu dieser Verbreiterung des Vorderrandes bedarf es einer Vermehrung der randständigen Zellfäden, welche die Partial-Vegetationspunkte enthalten. Die neuen Randfäden werden als Aeste der schon vorhandenen angelegt und zwar sind es die noch ungetheilten jüngsten Segmente unmittelbar unterhalb eines Vegetationspunktes, welche derartige Seitenäste erzeugen.

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich aus oberflächlichen Rindenzellen und können deshalb bei *Zanardinia* nur auf der Oberseite des Thallus vorkommen. Männliche und weibliche Organe sind von walzenförmiger Gestalt und mehrfächerig, indessen geht bei den Oogonien die Theilung nicht weit, so dass sie (Fig. 8 III) immer sehr viel weniger und grössere Fächer als die Antheridien (Fig. 8 II) zeigen. Die Fächer liegen regelmässig stockwerkartig übereinander geordnet und zwar besteht jedes Stockwerk bei den Oogonien aus vier, bei den zahlreicheren Stockwerken der Antheridien aus zwei Zellen. Die weiblichen Gameten (Fig. 8 IV b) werden einzeln, die männlichen (Fig. 8 IV a) gewöhnlich zu achten in einer Zelle gebildet. Bei beiden Formen von Geschlechtsorganen öffnen sich die Fächer einzeln nach aussen, um die Planogameten austreten zu lassen.

Die Geschlechtsorgane stehen bei *Cutleria* — ähnlich wie die Antheridien der Fucaceen — zu mehreren an Zellfäden inserirt, die zu büschelförmigen Soris vereinigt sind. Diese Zellfäden sind bei den Antheridien tragenden Pflanzen von *Cutleria* viel reicher verzweigt als bei den weiblichen, gegen den Rand des Sorus werden aber die Zellfäden weniger verzweigt und die äussersten Gechlechtsorgane des Sorus sitzen auch wol direkt der Rinde des Thallus auf. Bei *Zanardinia* ist die Verzweigung dieser Zellfäden auf ein Minimum beschränkt, zeigt aber doch einen ähnlichen Unterschied zwischen den Trägern männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane wie bei *Cutleria*. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane finden sich bei *Zanardinia* in demselben Sorus neben einander: die Oogonien stehen terminal auf unverzweigten längeren Fäden, die nur als Stiel des Oogoniums erscheinen; die kurzen Fäden mit männlichen Geschlechtsorganen sind aber gewöhnlich verzweigt und tragen meist zwei gabelig gestellte Antheridien.

Die ungeschlechtliche Generation entspricht bei *Zanardinia* in ihrem Bau völlig der Geschlechtsgeneration, nur dass die Rindenzellen an Stelle von Geschlechtsorganen einfächerige Zoosporangien (Fig. 8 XI) entwickeln, aus denen 4—6 Zoosporen hervorgehen, die an Grösse zwischen den beiden Gametenformen die Mitte halten.

Bei *Cutleria* geht dagegen aus der Zygote eine ungeschlechtliche Generation hervor, welche in wesentlichen Punkten von dem aufrechten Geschlechtsthallus abweicht. Die keimende Zygote (Fig. 8 VI b) entwickelt sich zunächst zu einem keulenförmigen Gewebekörper (Fig. 8 VII), an welchem später seitliche flache Aeste (Fig. 8 VIII) entstehen, welche kriechen und ein ganz anderes Wachsthum zeigen als die Geschlechtsgeneration. Der Vegetationspunkt besteht nämlich nicht aus randständigen Fäden, sondern wird durch eine zusammenhängende Reihe randständiger Initialzellen gebildet, die durch pericline und nöthigenfalls durch radiale Wände getheilt werden. Zoosporen sind an diesen Keimpflanzen noch nicht beobachtet worden, die Entwicklung derselben an den kriechenden Flachsprossen nach Analogie derjenigen bei *Zanardinia* erscheint bei der nahen Verwandtschaft zwischen *Cutleria* und *Zanardinia* aber nothwendig, um die Entstehung einer neuen Geschlechtsgeneration zu ermöglichen. Unter diesen Umständen ist es im höchsten

Grade wahrscheinlich, dass die bisher als selbständiges Cutleriaceen-Genus betrachtete Gattung *Aglaozonia* sich aus den ungeschlechtlichen Generationen der verschiedenen *Cutleria*-Species zusammensetzt. In vegetativer Beziehung stimmen die bisher allein bekannten ausgewachsenen Aglaozonien in allen Details so vollständig mit den Flachsprossen der aus *Cutleria*-Zygoten erzogenen Keimlinge überein, als dies überhaupt zwischen jungen und erwachsenen Pflanzen möglich ist. Zudem erfüllt *Aglaozonia* in jeder Hinsicht alle Anforderungen, welche man an die ungeschlechtliche Generation von *Cutleria* stellen kann: sie besitzt Zoosporangien, die man an den aufrechtwachsenden *Cutleria*-Pflanzen bisher vergebens gesucht hat, und zwar stimmt die Art ihrer Entstehung und ihre Form genau mit der von *Zanardinia* überein, so dass die Abbildung Fig. 8 XI ebensowol für *Aglaozonia* als für *Zanardinia* gelten kann. Wie es von einer geschlechtslosen *Cutleria*-Generation nicht anders zu erwarten ist, entbehren die *Aglaozonia*-Sprosse jeder Andeutung von Geschlechtsorganen.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Zygoten und der ungeschlechtlichen durch Zoosporen kommt bei *Zanardinia* noch eine Vermehrung durch Sprossung vor. An den ältesten, fast schwarzen, lederartigen Thallusstücken von *Zanardinia* vermögen kreisförmig umschriebene Gruppen oberflächlicher Rindenzellen gleichzeitig zu Zellfäden auszuwachsen. Eine solche Fadengruppe bildet ein flaches, kurz gestieltes, rundes Schüsselchen mit gefranstem Rand, das in der oben beschriebenen Weise mittelst zahlreicher Partialvegetationspunkte wachsend zu einer neuen Thallusscheibe sich entwickelt. Durch Vermoderung des Mutterthallus werden diese jungen Sprosse frei.

Thuret, Sur les Zoospores des Algues et les anthéridies des cryptogames. (Ann. Sc. nat. sér. 4. Tome XIV. XVI.) — Reinke, Entwicklungsgeschichtliche Unters. über die Cutleriaceen des Golfes von Neapel. (Nova Acta Caes. Ac. Leop. Carol. Band XI.) — Falkenberg, Die Befruchtung u. d. Generationswechsel von Cutleria. (Mitth. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. I. 1878.)

3. Die Gruppe der Phaeosporeen.

Die Thatsache, dass bei den Phaeosporeen die Fortflanzungszellen nur unter der Form von Schwärmzellen auftreten, unterscheidet diese Gruppe zwar genügend von den Fucaceen, und der Umstand, dass die Schwärmzellen einer Art — wenn auch oft in verschieden gebauten Organen erzeugt — sämmtlich äusserlich an Gestalt und Grösse gleich sind, genügt auch, um zwischen ihnen und den Cutleriaceen eine scharfe Grenze ziehen zu können: aber für die Einheitlichkeit der Phaeosporeen als einer Gruppe, welche gleichwerthig neben die Fucaceen oder die Cutleriaceen gestellt werden könnte, beweist die Gleichförmigkeit der Schwärmzellen noch Nichts. Denn die äusserlich gleichen Schwärmzellen sind zum Theil ungeschlechtliche Zoosporen, für andere ist dagegen die Gametennatur sicher nachgewiesen. Bei dem vollständigen Dunkel, das den Lebensgang der einzelnen Species bisher bedeckt, ist das Band, welches die Phaeosporeen als ein Ganzes zusammenhält, als ein rein äusserliches zu betrachten. Es ist aber um so mehr wahrscheinlich, dass die Phaeosporeen in Zukunft definitiv in eine Anzahl von Familien vom Werth der Fucaceen oder wenigstens der Cutleriaceen werden aufgelöst werden müssen, als auch die Vegetationsorgane der Phaeosporeen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in ihrem Bau und ihrer Entwicklungsweise besitzen. Die letzteren Verhältnisse liefern daher auch lediglich die Merkmale, auf welche die Begrenzung der Phaeosporeenfamilien zur Zeit begründet ist,

Die Thallustheile, in denen die Schwärmzellen erzeugt werden, bezeichnet man vorläufig durchweg als Sporangien ohne Rücksicht auf die Gametennatur ihrer Produkte bei einigen Species. Nach ihrem Bau lassen sich sämmtliche Sporangien der Phaeosporeen eintheilen in einfächerige oder uniloculäre Sporangien (ehemals Oosporangien THURET) und in mehrfächerige oder pluriloculare Sporangien (Trichosporangien THURET), wenngleich es Fälle giebt, wo die Entscheidung schwer ist, ob man es mit einem pluriloculären Sporangium oder einer Gruppe von uniloculären Sporangien zu thun hat (Ectocarpeen, Mesogloeaceen, *Arthrocladia)*.

Der Austritt der Schwärmzellen erfolgt im uniloculären Sporangium je nach der Lage desselben auf seiner Spitze oder, wo es durch seine Stellung im Thallus bedingt wird, seitlich *(Ectocarpus* sectio *Pilayella)*. Bei mehrfächerigen Sporangien erfolgt die Entleerung entweder so, dass sich die Fächer einzeln öffnen *(Discosporangium, Castagnea, Arthrocladia)* oder aber es bildet sich auf dem Scheitel des Sporangiums eine Oeffnung, durch welche die Schwärmzellen aller Fächer ausschlüpfen. Bei der Entleerung pluriloculärer Sporangien durch eine terminale Oeffnung muss daher das Ausschlüpfen der Schwärmzellen von einer successiven Auflösung der inneren Membranen begleitet sein, durch welche das Sporangium in Fächer getheilt ist. Damit steht im Zusammenhang, dass die Schwärmzellen solcher pluriloculärer Sporangien, z. B. bei *Ectocarpus*, in reihenweis geordnetem Zuge, eine hinter der anderen, das Sporangium verlassen, wie die Auflösung der Scheidewände von der Spitze gegen die Basis des Sporangiums fortschreitet. Seltener erfolgt die Auflösung der Fächerungswände, wie bisweilen bei den Sphaceláriceen, schon lange vor der Oeffnung des Sporangiums. — Nähere Angaben über Form und Entstehung der Sporangien finden sich unten bei den einzeln besprochenen Gruppen.

Manche Phaeosporeen besitzen nur eine Form von Sporangien, die entweder, wie bei den Laminarieen und *Asperococcus* uniloculär, oder wie bei *Scytosiphon*, *Colpomenia* und *Phyllitis* pluriloculär sind. Für die Mehrzahl der Phaeosporeen ist dagegen das Vorkommen uniloculärer und pluriloculärer Sporangien bei derselben Species bekannt, wobei ihr Auftreten dann bisweilen auf verschiedene Individuen vertheilt ist *(Cladostephus)* oder die verschiedenen Formen der Sporangien, wenn sie auf demselben Thallus vorkommen, zu verschiedenen Zeiten zur Entwicklung gelangen (Ectocarpeen, Mesogloeaceen).

Nur für vier Phaeosporeen-Species ist bisher eine Copulation der Schwärmzellen beschrieben worden; nämlich von BERTHOLD für *Scytosiphon lomentarius* und *Ectocarpus siliculosus*, von GOEBEL für *Ect. pusillus* und *Giraudia sphacelarioides*. Bei den ersteren Species (Fig. 9) hat BERTHOLD gefunden, dass die pluriloculären Sporangien Schwärmzellen liefern, die sich insofern abweichend verhalten, als die einen längere Zeit herumschwärmen, andere dagegen sich frühzeitig mit der Spitze ihrer vorwärts gerichteten Cilie an feste Gegenstände anheften und durch Verkürzung und Einziehung der Cilie endlich den Plasmakörper selbst dem Substrat nahe bringen, während auch die zweite Cilie mit dem Plasmakörper verschmilzt. In diesem Zustand ist die ehemalige Schwärmzelle für wenige Minuten befruchtungsfähig und wenn man nun den lange schwärmenden Zellen den Zutritt gestattet, so findet eine Verschmelzung einer männlichen schwärmenden Gamete mit einer weiblichen ruhenden Gamete statt. — Es wiederholt sich hier also im Wesentlichen der Befruchtungsmodus der Cutleriaceen nur mit dem Unterschied, dass die Gameten bei *Ectocarpus* und *Scytosiphon* noch nicht durch constante

Grössenunterschiede als verschieden-geschlechtig auch äusserlich bereits differenzirt sind[1]).

Den Cutleriaceen gegenüber bietet der Copulationsprozess von *Scytosiphon* und *Ectocarpus* auch insofern eine Abweichung dar, als die Verschmelzung von Ei und Spermatozoid nicht an einer genau bestimmten Stelle der Eioberfläche beginnt: während bei den Cutleriaceen der Schnabel der schwärmenden weiblichen Gamete als Empfängnissfleck dient, wo das Eindringen des Spermatozoides nach Eintritt des Ruhezustandes stattfindet, dienen bei *Ectocarpus* und *Scytosiphon* die gleichen Theile ähnlich wie bei geschlechtslosen Zoosporen als Anheftungsstelle für die sich festsetzende Gamete; an dem Hinterende, das sie den herbeischwärmenden Spermatozoiden darbieten, ist ein bestimmt umschriebener Empfängnissfleck nicht vorhanden und darin zeigt der Copulationsprozess einige Aehnlichkeit mit dem der Fucaceen, deren Eiern ja auch ein Empfängnissfleck fehlt.

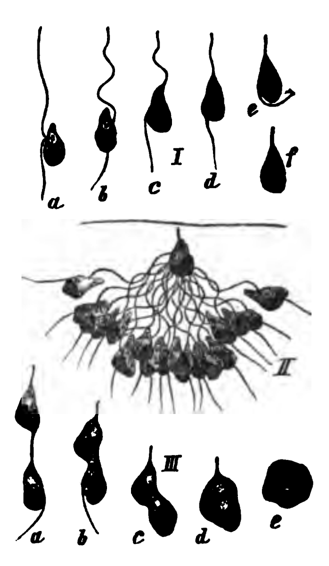


Fig. 9. (B. 200.)
I weibliche Planogamete von *Ectocarpus siliculosus* bei ihrem Uebergang in den befruchtungsfähigen Ruhezustand f. — II Befruchtungsfähige weibliche Gamete von männlichen Gameten umschwärmt. — III a—d successive Copulation einer männlichen und einer weiblichen Gamete bis zur völligen Verschmelzung zur Zygote e — vergr. 790 (nach BERTHOLD).

Bei der innerlich schon vollständig durchgeführten Differenzirung der Gameten von *Ectocarpus* und *Scytosiphon* in männliche und weibliche Gameten, ist es um so auffallender, dass nicht nur die weiblichen Gameten, wie das ja häufig geschieht, ohne Copulationsprozess sich parthenogenetisch zu entwickeln und — wenn auch langsamer als die Zygoten — zu Keimpflänzchen auszuwachsen vermögen, sondern dass auch die männlichen Gameten sich zum Theil zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen entwickeln können. Es sind das die einzigen bisher bekannten Beispiele, dass ausgesprochen männliche Sexualzellen, welche den Befruchtungsprozess nicht haben ausführen können, sich als fortbildungsfähig erweisen.

In anderer Weise als BERTHOLD hat GOEBEL für *Giraudia sphacelarioides* und *Ectocarpus pusillus* den Copulationsprozess beschrieben, indem er angiebt, dass die Verschmelzung der Gameten hier erfolgt, während noch beide Gameten im Schwärmzustand sich befinden. BERTHOLD, der gleichfalls *E. pusillus* untersucht hat, ohne aber jemals Copulation von Schwärmzellen dabei wahrnehmen zu können, glaubt den Widerspruch zwischen den beiden Beobachtungen für diese Species wenigstens darauf zurückführen zu können, dass GOEBEL's Angaben sich auf die Beobachtung von Missbildungen beziehen, die bei *E. pusillus* sehr häufig bei der Schwärmzellenbildung auftreten und den Anschein erwecken können, als habe man es mit Copulationspaaren von Gameten zu thun. — Sollten sich die von GOEBEL beschriebenen Bildungen in der That als Verschmelzungen von Gameten bestätigen, so würde dieser Umstand beweisen, dass auch innerhalb

[1]) Dementsprechend sind auch die pluriloculären Gametangien der Phaeosporeen noch gleichgebaut und zeigen keine gestaltlichen Unterschiede, wie sie zwischen den pluriloculären Gametangien (Antheridien und Oogonien) der Cutleriaceen bestehen.

der Phaeosporeen die Gametencopulation nur ihrem Wesen nach identisch auftritt, dass aber die äussere Form des Verschmelzungsactes ähnlichen habituellen Modificationen unterliegt, wie dieses auch bei den Chlorophyceen innerhalb mehrerer Ordnungen (Siphoneen, Volvocineen, Conjugaten) hat beobachtet werden können. — In dem einen Punkt stimmen übrigens beide Beobachter überein, dass es nämlich nur die pluriloculären Fortpflanzungsorgane sind, welche bei den untersuchten Phaeosporeen Gameten erzeugen, dass dagegen die bei *Ectocarpus* und *Giraudia* ausserdem vorhandenen uniloculären Sporangien Schwärmzellen liefern, welche nicht copuliren und somit als ungeschlechtliche Zoosporen angesprochen werden müssen. Wenn auch bei der Spärlichkeit der hierauf bezüglichen Mittheilungen eine verallgemeinernde Ausdehnung der gewonnenen Resultate auf die Produkte aller pluriloculären Sporangien der Phaeosporeen zur Zeit noch gänzlich unstatthaft ist, so dürften die gefundenen Thatsachen doch immerhin einen Fingerzeig in Bezug auf die Richtung geben, welche man bei weiterem Forschen nach etwaigen Copulationsprozessen bei anderen Phaeosporeen einzuschlagen haben dürfte.

Bestimmte Angaben über die weitere Entwicklung der Zygoten liegen nur für *Ectocarpus* vor, bei welcher Gattung aus der keimenden Zygote sofort wieder ein neuer *Ectocarpus*-Thallus erzeugt wird. Bei *Scytosiphon* entwickelten sich in der Cultur aus der Zygote flache Scheiben, welche ebensowol die Anfangsstadien der basalen Haftscheiben eines neuen Geschlechtsthallus darstellen können, wie sie auch bei dem Fehlen ungeschlechtlicher Fortpflanzungsorgane am *Scytosiphon*-Thallus möglicherweise zur Bildung einer geschlechtslosen, der *Aglaozonia*-Generation bei den Cutleriaceen analogen Generation führen könnten.

Berthold's Angaben über den Befruchtungsprozess von *Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon lomentarius* überbrücken in erwünschtester Weise die Kluft, welche zwischen den Cutleriaceen mit äusserlich differenzirten Eiern und Spermatozoiden einerseits und den Phaeosporeen mit gleichgestalteten Schwärmzellen andererseits bestand. Es lassen sich nunmehr auf Grund der charakteristischen Vorgänge, welche der Befruchtungsfähigkeit der weiblichen Gamete vorhergehen, die Cutleriaceen auf's Engste an die Phaeosporeen anschliessen, — ja die ersteren erscheinen gewissermassen nur als die am höchsten entwickelte Phaeosporeen-Familie, bei der die geschlechtliche Differenzirung der Gameten in dem constanten Grössenunterschied, welcher zwischen männlichen und weiblichen Gameten besteht, auch äusserlich ihren Ausdruck gefunden hat.

Thuret, Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des Cryptogames. (Ann. des Sc. nat. Bot. ser. III. Tome XIV und Tome XVI.) — Derbès et Solier, Mémoire sur quelques points de la physiologie des algues. (Supplément aux Comptes rendus des Séances de l'acad. des Sciences, Tome I.) — Goebel, Zur Kenntniss einiger Meeresalgen. (Bot. Zeit. 1878 — Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. (Mittheil. aus d. Zool. Station zu Neapel, Bd. II. 1881.) Falkenberg, Ueber Discosporangium (ebenda. Bd I 1878).

1. Sphacelarieen. Die Sphacelarieen besitzen einen aus parenchymatischem Gewebe gebildeten cylindrischen, meist reichverzweigten Thallus, dessen sämmtliche Verzweigungen mittelst einer Scheitelzelle wachsen (Fig. 10 I und II S Die Scheitelzellen der Sphacelarieen sind durch ausserordentliche Grösse ausgezeichnet und haben schon früh die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen; zumal in den Fällen, wo ein Thallusast sein Wachsthum schon abgeschlossen hat und die Scheitelzelle ohne Gestaltveränderung zur Dauerzelle ge-

worden ist. In letzterem Falle nimmt sie eine eigenthümlich schwarzbraune Färbung an und der brandige Habitus, der dadurch den Astspitzen verliehen wird, hat ihr den Namen »Sphacela« (σφάκελος = Brand, Gangrän) eingebracht, eine Bezeichnung, die nachher auch auf die noch wachsenden Scheitelzellen ausgedehnt worden ist und auf die Namengebung für die verbreitetste Gattung und den ganzen Verwandtschaftskreis von Einfluss gewesen ist. — Die Segmentirung der Scheitelzelle erfolgt durch parallele Wände (Fig. 10 I und II die stärkeren Horizontalwände) und führt zunächst zur Bildung einer einfachen Zellreihe. Die jungen Segmente werden sofort durch gleichgerichtete Wände (die schwächere Horizontalwand im jüngsten Segment in Fig. 10 II und Fig. 10 I zwischen c und d und zwischen d und e) in je zwei trommelförmige Gliederzellen getheilt. Innerhalb jeder dieser beiden Gliederzellen treten später verschieden gerichtete Längswände auf, welche die Gliederzellen in eine Anzahl gleich langer Zellen zerlegen. Bei *Sphacelaria* und *Chaetopteris* bleibt die Entwicklung der Segmente auf diesem Stadium stehen, so dass der Thallus im ausgewachsenen Zustand noch deutlich eine Differenzirung in einzelne cylindrische Abschnitte erkennen lässt, von denen je zwei aus einem Scheitelzellsegment hervorgegangen sind. Bei *Stypocaulon*, *Cladostephus* und wenn auch weniger regelmässig bei *Halopteris* werden dagegen die äussersten Zellen des Thallus, wenn er das Entwicklungsstadium von *Sphacelaria* und *Chaetopteris* erreicht hat, noch mehrfach durch Querwände gefächert (Fig. 10 II unten) und dadurch wird die Bildung einer kleinzelligeren Aussenschicht herbeigeführt, welche die Gliederung des Thallus bei den drei genannten Gattungen äusserlich weniger scharf hervortreten lässt, als bei *Sphacelaria* und *Chae-*

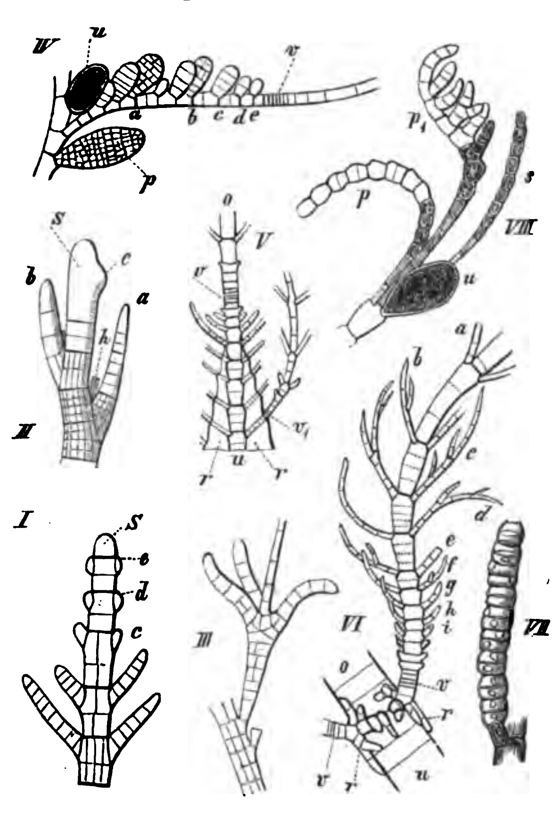


Fig. 10. (B. 201.)

I Thallusspitze von *Chaetopteris plumosa* (40). — II desgl. von *Stypocaulon scoparium*, S Scheitelzelle (30). — III Brutknospe von *Sphacelaria cirrhosa* (75). — IV Sporangientragendes Thallusstück von *Ectocarpus elegans*, v Vegetationspunkt; bei a, b, c, d und e die oberen Grenzen der primären Segmente, u uniloculäres Sporangium, p fast reifes pluriloculäres Sporangium (150). — V Längsschnitt durch eine Langtriebspitze von *Desmarestia ligulata*, v Vegetationspunkt des Langtriebes, v_1 derjenige eines Kurztriebes, uo primärer Zellfaden, im unteren Theil von Hyphenfäden bekleidet, die zur pseudoparenchymatischen Rinde r verwachsen sind; letztere nur im Umriss angegeben (60). — VI Langtriebstück uo von *Arthrocladia villosa* mit zwei seitlichen Kurztrieben, von deren basalen Zellen die hyphenartigen Berindungsfäden r entspringen, v Vegetationspunkt (100). — VII Entleertes Sporangium von *Arthrocladia villosa*. — VIII uniloculäres u, pluriloculäre Sporangien p von *Castagnea sp.*, die letzteren zum Theil entleert (50).

topteris. Von den oberflächlich gelegenen Zellen des Thallus von *Halopteris* und einigen *Sphacelaria*-Species vermögen einzelne einreihige Zellfäden zu entwickeln, welche dem Thallus angeschmiegt abwärts wachsen. Bei *Stypocaulon* und *Cladostephus* treten diese Berindungsfäden, die ihres Rhizoiden-artigen Habitus wegen auch als Wurzelfäden bezeichnet werden, an den älteren Hauptästen des Thallus ausserordentlich reichlich auf und bilden, miteinander verwachsend, eine schwammartige Berindungsschicht um die älteren Theile des Thallus. Namentlich kräftig sind diese Fäden bei *Cladostephus* entwickelt, wo ihre einzelnen Zellen ähnliche wenn auch weniger weitgehende Fächerungen erfahren können, wie die Segmente der Stammscheitelzellen.

Die Verzweigungen der Sphacelarieen lassen sich eintheilen in Langtriebe und Kurztriebe, eine Unterscheidung, die nur den gewöhnlich regellos verzweigten *Sphacelaria*-Species gegenüber nicht durchführbar ist. Bei *Stypocaulon* und *Halopteris* stehen die Kurztriebe zweizeilig alternirend (Fig. 10 II), bei *Chaetopteris* (Fig. 10 I) und häufig bei *Sphac. pennata* zweizeilig opponirt; bei *Cladostephus* endlich in vielgliederigen Wirteln. An Stelle eines normal auftretenden Kurztriebes können sich in ziemlich regelloser Weise Langtriebe entwickeln. — Die Kurztriebe sind entweder unverzweigt und zugespitzt (*Stypocaulon* und *Chaetopteris* oder einseitig verzweigt, wie bei *Cladostephus* oder sie wiederholen in gedrängter Form das Verzweigungssystem der Langtriebe, wie bei *Halopteris*.

In Bezug auf die Anlage der Aeste zeigen die Sphacelarieen merkwürdige Abweichungen untereinander. In den Gattungen *Sphacelaria*, *Chaetopteris* (Fig. 10 I c d e) und *Cladostephus* werden die Aeste von der obersten der beiden Gliederzellen gebildet, in welche die junge Segmentzelle zerlegt wurde, und zwar wölben sich die Astanlagen schon zu einer Zeit als stumpfe Höcker vor, wo die Gliederzelle im übrigen noch ungetheilt ist. Bei *Stypocaulon* und *Halopteris* dagegen erfolgt die Vorwölbung der Astanlagen aus der cylindrischen Seitenfläche der Scheitelzelle selbst (Fig. 10 II c).

Schwärmende Fortpflanzungszellen werden erzeugt von uni- und pluriloculären Sporangien, wenngleich nicht bei allen Arten beide Formen nebeneinander bekannt sind. Wo beide Arten vorkommen, ist ihre Stellung am Thallus die gleiche. Beide Sporangienformen entstehen aus der Endzelle junger Astanlagen, deren Längenwachsthum dadurch sistirt wird. Die Segmente eines solchen Astes, deren Bildung der Sporangienbildung vorhergeht, bringen es meistens nur bis zu einer Zweitheilung in den beiden Gliederzellen, und diese wenigen basalen Segmente sinken zu der Bedeutung eines Sporangienstieles herab. Die Sporangien besitzen stets einen bedeutend grössern Durchmesser, als die vegetativen Thallustheile und haben rundliche oder ovale Gestalt. Die pluriloculären Sporangien entwickeln sich in der Weise, dass die Mutterzelle des Sporangiums zunächst durch parallele Horizontalwände in eine Reihe niedriger Zellen zerlegt wird. In diesen Zellen treten dann mannigfache Längs- und Querwände auf, wodurch ein jedes Sporangiumstockwerk in eine grössere Anzahl kleiner Zellen zerlegt wird (vergl. die gleiche Bildungsweise an den verschiedenen Entwicklungszuständen der *Ectocarpus*-Sporangien. Fig. 10 IV). — Bei *Sphacelaria* und *Halopteris* treten die Sporangien an der Spitze der vegetativen Aeste auf, bei *Stypocaulon* dagegen stehen sie büschelweise zusammengedrängt in der Achsel der Kurztriebe, wo sie an sterilen Exemplaren durch Haarbüschel vertreten werden (Fig. 10 II h), die wol als reducirte Verzweigungssysteme aufgefasst werden müssen. *Cladostephus* nimmt unter den Sphacelarieen dadurch eine ganz isolirte Stellung ein, dass zum

Zweck der Fortpflanzung besondere Sporangien tragende Aeste erzeugt werden, für die homologe Organe sich an der sterilen Pflanze nicht finden. An den zwischen zwei Wirteln steriler Kurztriebe gelegenen Thallusabschnitten von *Cladostephus* vermögen die oberflächlichen Zellen kürze unverzweigte Kurztriebe zu entwickeln, welche den Habitus der sterilen Pflanze vollständig verändern, indem sie die durch die Wirtel steriler Kurztriebe bedingte Internodienbildung des Thallus gänzlich verwischen. Diese Fruchtäste von *Cladostephus*, die bei dem einen Exemplare nur uniloculäre, bei anderen nur pluriloculäre Sporangien an Stelle von Seitenästen tragen, zeigen den einfachen Bau kleiner *Sphacelaria*-Species und sind ehemals als eine parasitisch wachsende *Sphacelaria* — *Sph. Bertiana* DE NOT. — beschrieben worden.

Nicht nur unter den Phaeosporeen, sondern unter den Melanophyceen überhaupt ist *Sphacelaria* die einzige Gattung, welche zum Zweck ungeschlechtlicher Vermehrung eigenthümlich gestaltete mehrzellige Brutknospen entwickelt. Die letzteren entstehen aus der Umbildung wenigzelliger normaler Astanlagen, indem die Scheitelzelle einer solchen ihre normale Segmentirung einstellt und seitlich zwei kurze stumpfe Höcker (*Sph. tribuloides*) oder drei längere gebogene Aestchen erzeugt (*Sph. cirrhosa* Fig. 10 III) und dann bei der letzteren Species selbst zu einem terminalen Haar auswächst. Die Basalzelle des zur Brutknospe gewordenen Seitenastes bleibt ungetheilt und über ihr bricht die Brutknospe später ab. An der isolirten Brutknospe können die Endzellen der Wirtelästchen oder des Brutknospenstieles später zu kriechenden Fäden auswachsen, die als Seitenäste neue *Sphacelaria*-Pflanzen erzeugen.

Die Sphacelarieen zeigen ein ausserordentliches Regenerationsvermögen: es kann nicht nur die nach dem Abfallen der Brutknospe übrig bleibende Basalzelle der Aestchen aufs neue auswachsen und eine zweite Brutknospe erzeugen, sondern in ähnlicher Weise findet ein Durchwachsen der entleerten Sporangien und eine Bildung neuer Sporangien in der entleerten Membran statt, ein Vorgang, der auch bei den Ectocarpeen nicht selten ist. Am auffallendsten ist aber, dass nach Zerstörung der Scheitelzelle das anstossende Segment zur Bildung einer neuen Scheitelzelle schreiten kann.

GEYLER, Zur Kenntniss der Sphacelarieen (PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. IV.) — PRINGSHEIM, Ueb. den Gang der morphol. Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe. (Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1873.) — JANCZEWSKI, Les propagules du Sphac. cirrhosa. (Mém. d. l. Soc. des Sciences nat. de Cherbourg. Tome XVIII. 1872.)

2. Ectocarpeen — Mesogloeaceen — Desmarestieen. Bei den Ectocarpeen besteht der Thallus aus einreihigen, stets verzweigten Zellfäden, deren Vegetationspunkt nicht wie bei den Sphacelarieen terminal ist, sondern in dem oberen Abschnitt des Thallus in der Continuität des Fadens liegt. Der Vegetationspunkt theilt somit den Thallus in zwei Abschnitte, in ein basales Stück, den eigentlichen sich verzweigenden Thallus und in die terminale, haarförmig entwickelte unverzweigte Thallusspitze, deren älteste Theile am oberen Ende liegen und deren Absterben beständig von der Spitze gegen den Vegetationspunkt fortschreitet. Da die Zelltheilungen des Vegetationspunktes sowol der Verlängerung des Thallus wie auch der des terminalen Haares zu Gute kommen, so ist diese Art des Wachsthums von JANCZEWSKI als »trichothallisches« Wachsthum bezeichnet worden. In seiner übersichtlichsten Form haben wir dasselbe bereits in den Partialvegetationspunkten der Cutleriaceen kennen gelernt; am übersichtlichsten darum, weil dort die Segmente, welche der Vegetationspunkt ab-

gliedert, in Bezug auf ihre Länge ungetheilt erhalten bleiben (vergl. Fig. 8 I, pag. 215), während bei den Phaeosporeen der Zelltheilungsprozess nicht auf den trichothallischen Vegetationspunkt allein beschränkt ist, sondern intercalare Theilungen in den Segmenten auftreten, welche eine Anzahl secundärer Vegetationspunkte über verschiedene Regionen des Thallus vertheilt erscheinen lassen Innerhalb der einzelnen primären Segmente pflegt die intercalare Theilung in der Weise vor sich zu gehen, dass nach jeder Zweitheilung die obere Zelle zur theilungsunfähigen Dauerzelle wird, während in der basalen Schwesterzelle der gleiche Zweitheilungs-Prozess sich wiederholen kann. So werden die einzelnen primären Segmente (z. B. in Fig. 10 IV ed dc cb ba) durch intercalare Theilungen ihrerseits wieder in Zellfäden verwandelt, deren älteste Glieder am oberen Ende des Fadenabschnittes liegen, während die jüngsten theilungsfähigen Zellen — secundäre Vegetationspunkte repräsentirend — an der Basis der ursprünglichen Segmente liegen.

Besonders deutlich tritt dieses Bildungsgesetz da in die Erscheinung, wo die einzelnen Theilzellen eines primären Segmentes Aeste bilden, denn gewöhnlich lassen die Aeste durch den verschiedenen Grad ihrer Ausbildung die Reihenfolge ihrer Entstehung und damit auch das verschiedene Alter der Zellen des Thallusfadens, denen sie ihren Ursprung verdanken, noch deutlich erkennen. Vergl. Fig. 10 IV.

Eine gleiche Lage des Vegetationspunktes besitzen die Mesogloeaceen und Desmarestieen, deren complicirt gebauter Thallus sich leicht auf den *Ectocarpus*-Thallus zurückführen lässt. Bei den Mesogloeaceen besteht der Thallus aus zahlreichen *Ectocarpus*-artigen Fäden, deren Hauptäste parallel nebeneinander liegend nach Art der Hyphen im Fruchtkörper der Basidiomyceten seitlich miteinander verklebt und verwachsen sind. So entstehen entweder flache, polsterförmige *(Myriactis, Elachistea)* oder cylindrische, nicht selten verzweigte *(Castagnea, Liebmannia, Mesogloea)* pseudoparenchymatische Gewebekörper, deren Oberfläche von dichtstehenden verzweigten Fäden, den nicht verwachsenen Seitenverzweigungen der Hauptfäden, bekleidet wird.

Bei der Gattung *Ectocarpus* kommt es bisweilen vor, dass vereinzelte Thalluszellen hyphenartige Fäden entwickeln, ähnlich den Berindungsfäden der Sphacelarieen, welche dem Thallus festangeschmiegt abwärts wachsen. Auf dem gesetzmässigen Auftreten zahlreichster Berindungsfäden beruht der habituelle Unterschied im Thallus der Gattungen *Desmarestia* und *Arthrocladia* gegenüber der Gattung *Ectocarpus*. Die Berindungsfäden nehmen hier ihren Ursprung aus den basalen Zellen der Seitenäste (Fig. 10 VI, uo = Hauptaxe; r Berindungsfäden.) Indem die ersten Schichten von Berindungsfäden nach und nach von neuen Lagen hyphenartiger Fäden überwachsen werden, wird durch diesen Berindungsprozess ein umfangreicher Gewebekörper erzeugt, innerhalb dessen der primäre einreihige Thallus als ein axiler Zellfaden (Fig. 10 V uo) zwar noch deutlich zu erkennen ist, an Masse tritt derselbe aber gegen die pseudoparenchymatisch zusammenschliessenden Schichten von Hyphenfäden (r) endlich weit zurück.

Bei *Arthrocladia* und *Desmarestia* ist eine scharfe Sonderung zwischen Langtrieben und Kurztrieben vorhanden, wie sie den Ectocarpeen und Mesogloeaceen fremd ist. In diesem Punkt und in der Berindung stehen die Desmarestieen den letzteren beiden Gruppen gegenüber, in demselben Verhältniss wie *Cladostephus* innerhalb der Sphacelarieen-Reihe zu den Sphacelarien. Die Kurztriebe stehen bei *Desmarestia* zweizeilig (bald opponirt, bald alternirend), während sie bei *Arthrocladia* in mehrgliedrigen Wirteln angeordnet sind. Langtriebe und

Kurztriebe besitzen den gleichen trichothallischen Wachsthumsmodus: bei den Langtrieben aber kommt der Zelltheilungsprozess des Vegetationspunktes hauptsächlich dem basalen Theil des Thallus zu Gute, während bei den Kurztrieben umgekehrt die Mehrzahl der im Vegetationspunkt gebildeten Zellen lediglich der Verlängerung des terminalen Haares (Fig. 10 VI v a) dient, das hier sogar reichlich verzweigt ist. Der basale Theil der Kurztriebe wird eben nur in dem Grade verlängert, dass der Vegetationspunkt des Kurztriebes mit der zunehmenden Verdickung der Berindungsschicht nicht von dieser überwallt wird (Fig. 10 V. v_1).

Bei den Ectocarpeen und Mesogloeaceen treten uni- und pluriloculäre Sporangien auf, deren Entwicklung meist in der Weise geregelt ist, dass zunächst nur uniloculäre Sporangien erzeugt werden, neben denen allmählich mehr und mehr pluriloculäre Sporangien erscheinen, bis schliesslich nur noch Sporangien der letzteren Form gebildet werden.[1]) Bei vielen Ectocarpeen stehen beide Formen von Sporangien an Stelle seitlicher Aeste (Fig. 10 IV), die schon in ihrem jugendlichen Stadium eine der Umbildung zum Sporangium entsprechende abweichende Ausbildung erfahren, wie diese bereits oben (pag. 222) für die Sphacelarieen geschildert wurde. Das Ausschlüpfen der Schwärmzellen aus solchen früh individualisirten Sporangien erfolgt auch bei pluriloculärer Ausbildung durch eine gemeinsame terminale Oeffnung des Sporangiums. Im Gegensatz zu dieser frühen Differenzirung der Sporangien kommt es bei anderen Species vor, dass der Ast, welcher später Schwärmzellen erzeugen soll, zunächst zu einem gestreckten Zellfaden sich entwickelt, dessen Zellen bis zur Zeit der Schwärmzellen-Bildung von sterilen Thalluszellen nicht oder nur schwer zu unterscheiden sind. (Fig. 10 VIII s steriler Faden, p Sporangium). Bisweilen wird das ganze obere Ende eines Astes direkt zur Schwärmzellenbildung herangezogen, ohne dass seine Zellen irgend welche beträchtliche Gestaltveränderung erfahren (Fig. 10 VIII p). In anderen Fällen vermögen die zur Schwärmzellenbildung bestimmten Astspitzen aus ihren Zellen vorher aber noch kurze Seitenäste zu bilden, die gleichfalls fertil sind *(Ectocarpus; Liebmannia, Castagnea,* Fig. 10 VIII p_1). so dass der im sterilen Zustand einfache Faden (s) in ein verzweigtes Sporangium verwandelt wird. — Nicht selten wird bei einigen *Ectocarpus*-Species (Untergattung *Pilayella)* die Schwärmzellbildung in den Aesten auf den mittleren Theil des Fadens eingeschränkt, so dass das Sporangium von einem sterilen Fadenstück bekrönt wird. Auch kann es bei den letztgenannten Formen vorkommen, dass nur vereinzelte Zellen Schwärmzellen erzeugen, und dann liegen die Sporangien in Form einzelner von sterilen Zellen gestaltlich nicht verschiedener Zellen unregelmässig zerstreut in der Continuität des Fadens. Wo Sporangien aus der späteren Umwandlung eines anfangs vegetativen Fadenstückes hervorgehen, da pflegt die Oeffnung der Sporangien so zu erfolgen, dass jeder Abschnitt derselben, der einer ursprünglich vegetativen Zelle entspricht, sich einzeln seitlich öffnet und die Schwärmzellen der einzelnen Fächer gesondert entlässt (Fig. 10 VIII p). — Bei *Arthrocladia* kennt man bisher nur eine pluriloculäre Sporangien-Form (Fig. 10 VII). Die Sporangien stehen an den wirteligen Kurztrieben des Thallus und zwar oberhalb des Vegetationspunktes an den opponirten Verzweigungen des terminalen Sprossabschnittes, wo sie an Stelle von Seitenzweigen auftreten. Sie sind keulenförmig und scharf gegen die sterile Basalzelle des Zweiges abgesetzt und

[1]) Von den pluriloculären Sporangien von *Ectocarpus* ist für zwei Species *(E. siliculosus* und *pusillus)* mitgetheilt worden, dass ihre Produkte copulirende Gameten, sie selbst also nicht Sporangien, sondern Gametangien sind (vgl. pag. 218).

bestehen aus rosenkranzförmig aufgetriebenen Abschnitten von je zwei Zellen, von denen eine jede sich vermittelst einer separaten Oeffnung entleert. THURET hat eine jede dieser Zellen als uniloculäres Sporangium aufgefasst und desshalb den ganzen zum pluriloculären Sporangium entwickelten Zweig als eine Kette von uniloculären Sporangien betrachtet, wie solche einzeln oder reihenweise hinter einander in dem Thallus der Ectocarpee *Pilayella litoralis* vorkommen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, dass je zwei Zellen des Fadens, die zusammen ein trommelförmiges Glied des ausgebildeten pluriloculären Sporangiums bei *Arthrocladia* bilden, erst unmittelbar vor der Schwärmzellen-Bildung aus der Theilung einer Mutterzelle hervorgehen. Es zeigt daher der Schwärmzellenbildende Zweig von *Arthrocladia* dem pluriloculären Sporangium von *Castagnea* (Fig. 10 VIII p) gegenüber den einzigen Unterschied, dass jede Zelle des pluriloculären Sporangiums sich einzeln öffnet, während bei *Castagnea* die Zellen eines ganzen Sporangiumgliedes eine gemeinsame Oeffnung zum Ausschlüpfen der Schwärmzellen besitzen.

In jedem Falle zeigt eine Vergleichung der pluriloculären Sporangien, die bei *Pilayella* beginnt und durch die Mesogloeaceen und *Arthrocladia* zu den Sporangienformen hochentwickelter *Ectocarpus*-Species wie *E. siliculosus* und *elegans* und namentlich auch der Sphacelarieen aufsteigt, dass die Differenzirung der Schwärmzellen-bildenden Zellen und ihre Individualisirung den sterilen Zellen gegenüber als Sporangien auf sehr verschiedener Höhe stehen geblieben ist.

GOEBEL und BERTHOLD, vgl. pag. 220.

3. Phyllitis, Scytosiphon, Colpomenia, Asperococcus, Punctaria. Ob die hier vereinigten Phaeosporeen-Gattungen mit einigem Recht zusammengestellt werden dürfen oder nicht, darüber fehlt zur Zeit jeder Anhalt, doch stimmt der Bau des Thallus und die Entwicklung der Sporangien im wesentlichen bei ihnen überein. Der Thallus tritt entweder unter der Form flachgedrückter wenig gestielter Blätter auf (*Punctaria, Phyllitis, Asperococcus compressus*), die aus mehrschichtigem Parenchym bestehen. Oder er ist cylindrisch und in seinem mittleren Theil röhrenförmig, indem ein centraler Hohlraum den Thallus durchzieht, wie bei *Asperococcus bullosus* und *Scytosiphon lomentarius*, oder der Thallus ist nierenförmig entwickelt, wie bei *Colpomenia*, bei der gleichfalls das Gewebe wenige Schichten stark einen grossen centralen Hohlraum umschliesst. Einen einheitlichen Vegetationspunkt besitzen die genannten Gattungen nicht, sondern der Wachsthumsprozess ist über den Thallus in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig vertheilt. Dagegen schreitet die Anlage und Ausbildung der Sporangien bei *Scytosiphon* und *Phyllitis* von der Thallusspitze gegen ihre Basis hin fort.

Zweierlei Sporangienform sind nur bei *Punctaria* bekannt, während *Scytosiphon, Phyllitis* und *Colpomenia* nur pluriloculäre, *Asperococcus* nur uniloculäre Sporangien aufweisen. — Die Vertheilung der Sporangien über den Thallus beschränkt sich entweder auf kleinere Partieen des Thallus (*Asperococcus, Punctaria*), wo sie als unregelmässig umschriebene Sori auftreten, oder aber sie bedecken schliesslich die ganze Thallusoberfläche, wie bei *Phyllitis* und *Scytosiphon*. Die Sporangien sind ausserordentlich unscheinbar, indem sie aus der oberflächlich gelegenen Zellschicht des Thallus hervorgehen, meist ohne dass deren Zellen ihre Gestalt verändern (*Colpomenia, Phyllitis, Scytosiphon, Punctaria*), nur zur Bildung der pluriloculären Sporangien werden die oberflächlichen Zellen mehrfach gefächert. In dem einen wie im andern Fall erheben sich die Sori nicht einmal über die sterilen Zellen der Thallusoberfläche und nur bei *Asperococcus* treten die isolirter stehenden

uniloculären Sporangien als kugelige Organe (ähnlich wie bei *Dictyota* Fig. 12 I t die sogenannten Tetrasporangien) frei über die Oberfläche hervor. — Den Soris sind bisweilen Haarbildungen eingestreut, indem bei *Scytosiphon* einzelne Oberflächenzellen steril bleiben und zu keulenförmigen einzelligen Paraphysen auswachsen, bei *Asperococcus* dagegen (und zahlreichen andern Phaeosporeen mit parenchymatischem Thallus) wachsen einzelne oberflächliche Zellen, vorzugsweise die in der Mitte der Sori gelegenen, zu gegliederten verzweigten Zellfäden aus, deren obere Zellen sich sehr bedeutend in die Länge strecken, während die basalen klein bleiben und vielleicht manchmal als Vegetationspunkt des Haares fungiren. In ihrer Form und ihrem Auftreten erinnern diese Fäden an die sterilen Zellfäden in den Conceptakeln und Fasergrübchen der Fucaceen, sowie in den Soris der Cutleriaceen. Und auch bei den Dictyotaceen sind sie reichlich vorhanden.

Ueber die Befruchtung von *Scytosiphon* vgl. pag. 218.

REINKE, Ueb. die Entwicklung von Phyllitis, Scytosiphon und Asperococcus. (PRINGSHEIM's Jahrbücher f. w. Botan. Bd. XI.)

4. **Laminarieen.** Die Familie der Laminarieen bietet neben eigenthümlichen Entwicklungsvorgängen am sterilen Thallus noch ein besonderes Interesse dadurch, dass sie die Riesen der marinen Flora in sich schliesst, die zum Theil an Grösse, — wenigstens was die Längendimensionen betrifft — die grössten Phanerogamen übertreffen.

Am besten, wenngleich auch noch nicht genügend gekannt ist die zu den kleineren Formen gehörige Gattung *Laminaria* selbst. Ihr Thallus hat die Gestalt gestielter Blätter, die mit basalen rhizomartigen Auszweigungen des Thallus an festen Gegenständen sich festklammern. Der spreitenförmige obere Thallustheil ist bei manchen Species an seiner Basis mit fiederförmigen Anhängen versehen, die als Aussprossungen des flachen Thallusstückes entstehen. Bei andern ist die Spreite des blattförmigen Thallus durch vielfache Längsrisse handförmig gespalten (vergl. Fig. 11 I und II.)

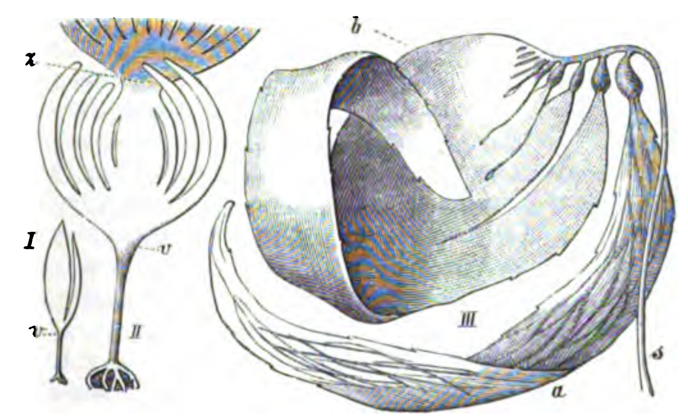


Fig. 11. (B. 202.)

I Junges Exemplar von *Laminaria Cloustoni* mit beginnender Spaltung des flachen Thallustheiles. — II älteres Exemplar während der Entwicklung eines neuen Spreitentheiles, v Vegetationspunkt, bei z unteres Ende des absterbenden vorjährigen Spreitentheiles. — III die ungetheilte Thallusspitze von *Macrocystis pyrifera* durch successive parallele Risse sich in Stengel- (s) und Blatt-artige Bildungen (a) verwandelnd. (I—II nach HARVEY; III nach HOOKER.)

Der *Laminaria*-Thallus wird aus massigem Parenchymgewebe gebildet, das ganz die Charaktere des Fucaceenthallus wiederholt: in dem cylindrischen Stiel eine peripherische Rinde, deren oberflächliche Zellen theilungsfähig sind und an dem beständigen Dickenzuwachs des Stieles arbeiten; ein centrales Mark, dessen primäre Zellen durch reichliche Hyphenbildung auseinandergedrängt werden. Dieser Marktheil zeigt im unteren Theil des Stieles einen runden Querschnitt, der sich immer

mehr abflacht, je mehr er sich dem Spreitentheil des Thallus nähert, und der endlich als flache Schicht von Rinde bekleidet in diesen übergeht. An der Grenze von Stiel und Lamina liegt der Vegetationspunkt (Fig. 11 I II v) in dem das normale Dauergewebe durch zahlreiche Querwände zerlegt und in Meristem verwandelt erscheint. Dieser Vegetationspunkt bezeichnet nicht nur die äusserliche Grenze zwischen Stiel und Lamina, sondern theilt auch den Thallus in einen älteren und einen jüngeren Abschnitt. Denn der Stiel des Thallus perennirt und nimmt sowohl an Dicke wie auch mit Hilfe des an seiner Spitze gelegenen Vegetationspunktes an Länge zu. Der Spreitentheil dagegen wird alljährlich abgeworfen, nachdem zwischen seiner Basis und der Spitze des Stieles durch die Thätigkeit der Meristemzone des Vegetationspunktes eine neue Spreite angelegt worden ist. Bei dem in Fig. 11 II abgebildeten Exemplar von *Lam. Clouston* beginnt der vorjährige Spreitentheil oberhalb z, der Vegetationspunkt lag bei v, von ihm ist der zwischen z und v gelegene Thallusabschnitt producirt worden, der bestimmt ist für dieses Jahr als Spreitentheil zu fungiren und der bereits die charakteristischen Längsschlitzungen dieser Species zeigt. Der schraffirte Theil oberhalb z ist dem Untergang geweiht und wird bald abgestossen werden. — An der englischen Küste beginnt die Anlage eines neuen Spreitenabschnittes im November, das Abstossen des alten Thallustheiles erfolgt im darauf folgenden März oder April, so dass im Juni bereits die *Laminaria*-Pflanzen einen völlig verjüngten Habitus zeigen. — Die Sporangien stehen bei *Laminaria* mitten auf dem Spreitentheil, wo sie beiderseits grosse Sori bilden, welche sich in ihren äusseren Umrissen ziemlich genau decken. Die Sori erheben sich als flache Polster über die sterilen Theile des Thallus und bestehen aus schlauchförmig verlängerten uniloculären Sporangien, welche mit dichtgedrängten gleichfalls einzelligen Paraphysen untermischt sind, die an Länge die Sporangien etwas übertreffen. Sporangien sowol wie die Paraphysen gehen aus der Streckung der oberflächlichen Thalluszellen hervor.

Die Laminarien bewohnen vorzugsweise die Meere der gemässigten, namentlich aber der Polarzone, und zwar haben die arktischen wie die antarktischen Regionen ihre specifischen Gattungen. Im Norden sind es ausser *Laminaria* vorzugsweise die Gattungen *Alaria* (= *Laminaria*, deren Spreitentheil von starker Mittelrippe durchzogen wird), *Agarum* (= *Alaria* mit gitterförmig durchbrochenem Spreitentheil) und *Nereocystis* (gewaltiger stammförmiger Stiel, der auf seinem keulenförmig verdickten oberen Ende einen vielfach zerschlitzten Spreitentheil trägt), welche die Laminarieen vertreten. Noch merkwürdiger sind dagegen die Repräsentanten der Familie in der antarktischen Zone, wo die Gattungen *Ecklonia*, *Lessonia* und *Macrocystis* längs der chilenischen Küste bis zu den Falklands-Inseln hin submarine Wälder bilden, in denen *Macrocystis*-Exemplare von mehr als 200 Meter Länge existiren. Der *Macrocystis*-Thallus besteht aus einem dünnen Stengeltheil (Fig. 11 III s), der in seinem unteren Theil unverzweigt ist, am oberen Ende dagegen, das auf der Wasseroberfläche schwimmt, einreihig gestellte, blattartige Zweige von ein- bis zwei Meter Länge trägt, die an ihrer Basis zu einer riesigen Schwimmblase von kugeliger oder birnförmiger Gestalt umgebildet sind (Fig. 11 III a). Die Eigenthümlichkeit in der Entwicklungsweise dieses Thallus besteht nun darin, dass die einreihig gestellten blattartigen Seitenzweige durch das regelmässig gegen die Thallusspitze hin fortschreitende Zerreissen des ursprünglich zusammenhängenden Thallustheiles b entsteht. In dem Masse, wie der vordere zusammenhängende Laminar-Theil wächst, treten neue Risse parallel de-

älteren auf, welche — an der Seite des künftigen Stengels beginnend — sich bis zu dem gegenüberliegenden Laminarand hin verlängern und so die völlige Abtrennung eines bandförmigen Gewebestreifens zur Folge haben, der nur noch an seiner Basis mit dem stielförmig sich entwickelnden Hauptstamm zusammenhängt.

Die Lessonien besitzen aufrechte Stämme von 0,20 Meter Dicke, die ungetheilt sich drei Meter hoch erheben, dann sich mehrfach gabeln und allmählich dünner werden. An den Spitzen gehen die cylindrischen Thalluszweige in flache blattartige Spreitentheile von 0,70 Meter Länge über, welche herabhängend den Lessonien einen Trauerweiden-artigen Habitus verleihen.

RUPRECHT, Bemerk. üb. Bau und Wachsthum einiger grossen Algen-Stämme. (Mém de l'acad. Imp. St. Petersbourg, ser. VI. Sciences math. phys. et nat. Tome VIII. 1849). — REINKE, Beitr. z. Kenntniss der Tange. (PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. X.) — Hooker, the Botany of the antarctic voyage of H. M. Ships Erebus and Terror. vol. II. Fuegia, the Falklands: pag. 457 —66. — POSTELS et RUPRECHT, Illustrationes algarum Oceani pacifici. Petersb. 1840. (Prächtige Abbildungen).

4. Ordnung (?): Tilopterideen.

Wie die Cutleriaceen auf Grund ihrer Befruchtungsvorgänge ein Verbindungsglied darstellen, das sich zwischen die Phaeosporeen und Fucaceen einschiebt, so scheint auch die noch kaum bekannte Gruppe der Tilopterideen eine vielleicht ähnliche Rolle zu spielen.

Ihrem Habitus nach schliessen sich die Tilopterideen an die Phaeosporeen und zwar an die Gattung Ectocarpus an, der ihre Angehörigen früher als Species eingereiht worden sind. Während *Tilopteris* mit der Ectocarpeengruppe auch das trichothallische Wachsthum gemeinsam hat, entspricht sie in der Differenzirung von Langtrieben und Kurztrieben speciell den Arthrocladien und unter diesen wieder auf Grund der zweizeilig opponirten Stellung der Kurztriebe am meisten der Gattung *Desmarestia:* doch entbehrt sie einer Berindung der Langtriebe vollkommen.

Schwärmzellen werden von den Tilopterideen in Organen gebildet, welche mit den pluriloculären Sporangien der Ectocarpeen oder den Antheridien der Cutleriaceen gestaltlich vollständig übereinstimmen und wie bei den Ectocarpeen bald aus der Umbildung eines ganzen Thallusastes entstehen *(Haplospora)*, oder aus einem in der Continuität des sonst einreihigen Zellfadens gelegenen Zellcomplexe hervorgehen *(Tilopteris, Scaphospora)* und dann von einem sterilen Fadenstück gekrönt werden. Für die Hypothese, welche diesen Schwärmzellen der Tilopterideen die Bedeutung von Spermatozoiden beilegt, spricht die Existenz einer zweiten Form von Fortpflanzungs-Zellen, deren Produkte wie die Eier der Fucaceen jeder Zeit unbeweglich sind und vorläufig als Eier betrachtet werden, wenn auch ein Befruchtungsakt bisher nicht hat nachgewiesen werden können. Die Eier entstehen einzeln in grossen kugelig aufgetriebenen Zellen des Thallus, aus welchen sie bei der Reife ausgestossen werden. Die eibildenden Zellen zeigen ähnliche Verschiedenheit in ihrer Anordnung wie die Spermatozoiden-bildenden Zellcomplexe: bei Tilopteris liegen mehrere, meist zwei bis drei hintereinander in der Mitte zwischen den sterilen Zellen der opponirten Kurztriebe eingeschaltet und augenscheinlich den sterilen Zellen morphologisch gleichwerthig. Bei *Scaphospora* dagegen erscheinen die eibildenden Zellen seitlich den Kurztrieben aufsitzend und — wie es scheint — entstanden durch Neubildung seitlicher Astanlagen.

THURET, Recherches sur les anthéridies des algues (Ann. Sc. nat. 4. ser. Tome III. pag 24). — KJELLMANN, Beitrag till Kännedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterideer. Stock-

holm 1872. — KJELLMANN, Ueb. d. Algenvegetation des Murmannschen Meeres. (Nova Acta Reg. Societ. Scient. Upsaliensis. Festband zur Jubelfeier. 1877. pag. 29 ff.)

Wenn man einen Rückblick auf die Unterklasse der Melanophyceen wirft, so kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass die Fucaceen nach dem ganzen Bau des Thallus, nach der gleichmässigen Concentrirung der Geschlechtsorgane in Höhlungen des Thallus, nach der Differenzirung der Gameten als männliche bewegliche Spermatozoiden und weibliche nie bewegungsfähige Eier, eine natürliche Gruppe bilden, welche von allen übrigen Melanophyceen wesentlich unterschieden ist.

Von den übrigen Melanophyceen lassen sich durch die Art des Thallusbaues nur die Laminarieen mit ihnen vergleichen; durch die Differenzirung der Gameten und den Modus ihrer Verschmelzung stehen den Fucaceen am nächsten die Cutleriaceen. Aber die letzteren sind durch die Befruchtungsvorgänge bei *Scytosiphon* und *Ectocarpus siliculosus* doch noch viel enger mit den Phaeosporeen verknüpft, mit denen sie auch im Bau des Thallus übereinstimmen, und es ist schon oben angedeutet worden, dass die Cutleriaceen geradezu als eine höchstorganisirte Phaeosporeenfamilie betrachtet werden können. Ebenso unberechtigt wie die Trennung der Cutleriaceen von den übrigen Phaeosporeen, ist vom wissenschaftlichen Standpunkte aus die Isolirung der Tilopterideen, deren Thallus alle Momente der Entwicklung wiederholt, wie sie bei den Ectocarpeen resp. den Desmarestieen auftreten. Die Bewegungslosigkeit gewisser Fortpflanzungszellen bei ihnen ist allein noch kein genügender Grund, sie von den Phaeosporeen abzutrennen, denn es kann auch bei typischen Phaeosporeen das Schwärmstadium der Fortpflanzungszellen unterdrückt werden, wie das die in den plurilocularen Sporangien von *Ectocarpus* bisweilen keimenden Zellen beweisen und wofür es auch im Kreise der Chlorophyceen ähnliche Beispiele giebt. Und wenn auch die beiden Arten von Fortpflanzungszellen der Tilopterideen durch Beobachtung eines Copulationsactes als Eier und Spermatozoiden erkannt werden sollten, so würde das jetzt nach dem Bekanntwerden einer Copulation auch bei den eigentlichen Phaeosporeen noch weniger abweichend erscheinen als ehemals, wo man in der Existenz von Antheridien bei den Tilopterideen etwas besonders auffallendes sah. — So weisen alle Anzeichen darauf hin, dass man naturgemäss innerhalb der Melanophyceen neben den Fucaceen nur noch eine grosse Phaeosporeengruppe unterscheiden kann, die mit Ausnahme der Fucaceen alle übrigen Melanophyceen umfasst und in der die Cutleriaceen in Bezug auf die Befruchtung, die Laminarieen mit Rücksicht auf die massige Entwicklung der Vegetationsorgane den Fucaceen am nächsten stehen. An die Cutleriaceen würden sich im Bau des Thallus und in der Art der Befruchtung durch Vermittelung von *Ectocarpus siliculosus* die Ectocarpeen und Mesogloeaceen und weiter die Desmarestieen anschliessen, denen wol die Tilopterideen angereiht werden müssen. Andere Familien dagegen, wie die *Phyllitis*-Gruppe, die Sporochneen und eine grosse Reihe isolirter Gattungen, auf die hier gleichfalls nicht speciell eingegangen werden konnte (*Giraudia*, *Stilophora*, *Ralfsia*, *Myriotrichia*, *Discosporangium* etc.) lassen nähere Beziehungen zu bestimmten Gruppen bisher nicht erkennen.

Ob die hier anhangsweise im Ansschluss an die Melanophyceen zu besprechenden Dictyotaceen das Recht haben, als dritte gleichberechtigte Gruppe neben den Fucaceen und Phaeosporeen in die Klasse der Melanophyceen gestellt zu werden, lässt sich bis jetzt noch nicht entscheiden. Jedenfalls tritt bei ihnen

trotz habitueller Uebereinstimmung mit den Melanophyceen eine Cumulirung von Merkmalen auf, die wie die Bildung von Tetrasporen und die Erzeugung von bewegungslosen männlichen Sexualzellen bisher von keiner echten Melanophycee bekannt sind, und für deren Deutung bis jetzt jede feste Basis fehlt. Den Anklängen an die Florideen, welche die Dictyotaceen darin zeigen, ist in der Uebersicht pag. 169 durch die Mittelstellung zwischen Melanophyceen und Florideen Rechnung getragen.

Dictyotaceen.

Die kleine Gruppe der Dictyotaceen umfasst nur braungefärbte Algen des Meeres, welche sich auf sechs Species-arme Gattungen vertheilen. Der grösste Theil des Dictyotaceenthallus stellt einen flachen meist bandförmigen (*Dictyota*, *Phycopteris*, *Taonia*) oder fächerförmig verbreiterten (*Zonaria*, *Padina*) Gewebekörper dar, und zeigt nur bei *Dictyopteris* die Entwicklung einer echten parenchymatischen Mittelrippe. Gegen seine Basis geht der flache Theil des Thallus bei *Padina* und *Dictyota* in eine Art Rhizom von annähernd cylindrischem Querschnitt über. Die Befestigung am Substrat geschieht bei den Formen mit aufrechtem Thallus durch die Bildung von Wurzelhaaren aus der Basis der Pflanze, während *Zonaria*, die mit der ganzen Länge des Thallus dem Substrat angeschmiegt wächst, die Wurzelhaare überall auf der Thallus-Unterseite zu entwickeln vermag. Die normalen Verzweigungen des flachen Thallus liegen sämmtlich in einer Ebene, die mit der Thallusfläche zusammenfällt; sie entstehen je nach der Art des Scheitelwachsthums in mehr oder weniger deutlicher Weise durch Dichotomie.

Nur bei *Dictyota* wächst der Thallus zu jeder Zeit seiner Entwicklung mit einer Scheitelzelle, die durch parallele Wände eine Reihe von Segmenten abgliedert. In ähnlicher Weise findet die Segmentirung in den Keimpflanzen von *Taonia* und *Dictyopteris* statt, wird hier aber schon frühzeitig durch eine Anzahl gleichwerthiger Initialzellen ersetzt, welche durch das Auftreten schräger Wände in der ursprünglichen Scheitelzelle hergestellt werden und welche mit zunehmender Breite des Thallus auch an Zahl zunehmen.

Die Dichotomie wird bei *Dictyota* dadurch eingeleitet, dass die Scheitelzelle vermittelst einer, die Längsaxe des Thallus in sich aufnehmenden Wand in zwei gleich grosse nebeneinanderliegende Hälften zerlegt wird, von denen jede als selbständige Scheitelzelle zu fungiren fortfährt. In anderer Weise vollzieht sich die Dichotomirung des Vegetationspunktes der übrigen Dictyotaceen, die mit einer Scheitelkante wachsen. Von den zahlreichen gleichwerthigen Initialen, die hier den Vegetationspunkt repräsentiren, stellen einige in der Mitte der Scheitelkante gelegene Zellen ihre Theilungen ein oder verlangsamen doch ihr Wachsthum, wodurch der früher einheitliche Vegetationspunkt in zwei Gruppen intensiv wachsender Initialen getheilt wird, — die Scheitelkanten zweier neuer, gleichwerthiger Thallusäste.

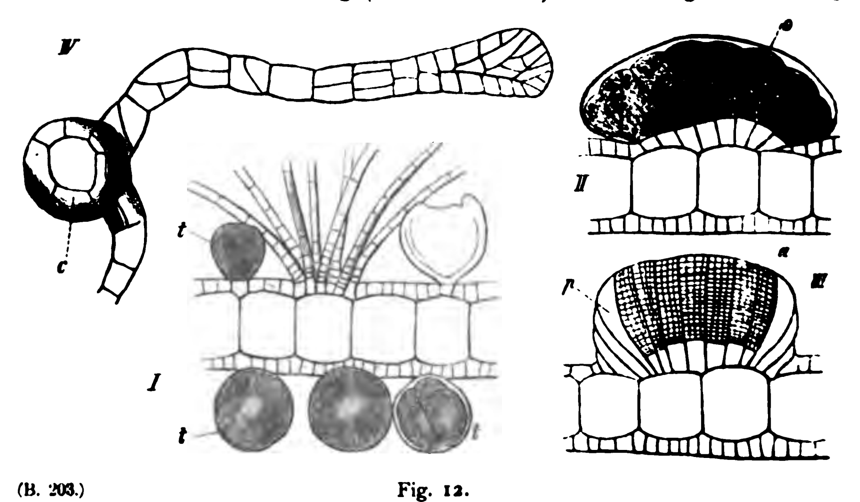
Aus den Theilungen der Scheitelinitialen gehen der Breite der Scheitelkante entsprechende Querzonen von Segmentzellen hervor. Wo, wie bei *Dictyota*, nur eine Scheitelzelle den Vegetationspunkt bildet, ist das erste Bestreben der von ihr gebildeten Segmente darauf gerichtet, durch annähernd parallele Wände eine ähnliche transversale Zone gleichwerthiger Zellen zu erzeugen. Nachdem dies geschehen, gehen die weiteren Theilungen bei *Dictyota* in derselben Weise vor sich wie bei den anderen Dictyotaceen. Parallel zur Thallusfläche auftretende Wände bewirken ein gleichmässiges Drei- oder Mehrschichtigwerden des

ganzen Thallus. Auf der länger anhaltenden Fortdauer dieses Prozesses in der Mittellinie des *Dictyopteris*-Thallus beruht die Anlage der Mittelrippe bei dieser Gattung. Die äusserste Zellschicht des Thallus verwandelt sich dann durch das Auftreten von Längs- und Querwänden in eine Art kleinzelliger farbstoffreicher Epidermis, wogegen die inneren farblosen Zellen des Thallus nur bisweilen später unregelmässige Theilungen eingehen (Fig. 12 I). Bei den Dictyotaceen mit aufrechtem Thallus erfolgt die Epidermisbildung auf beiden Seiten desselben, bei der kriechenden *Zonaria* dagegen nur auf der freien Oberseite des Thallus und ebenso verhält sich *Padina*, bei der die äussersten Thallusenden nur die aufgerichteten Spitzen eines sonst horizontal kriechenden Thallomes darstellen.

Nur die flachen Enden des Dictyotaceen-Thallus sind Träger der Fortpflanzungszellen, die in dreierlei Gestalt auftreten, — deren Deutung als ungeschlechtliche Tetrasporen, als männliche und weibliche Geschlechtszellen bisher aber noch nicht als berechtigt hat nachgewiesen werden können.

Tetrasporen entstehen stets auf besonderen Individuen; die geschlechtlichen Individuen können entweder beide Formen von Sexualorganen tragen, wie bei *Padina*, oder sie sind nur eingeschlechtig, wie *Dictyota* und *Taonia*. Alle drei Formen von Fortpflanzungszellen entstehen aus der kleinzelligen Epidermis und finden sich daher, wie diese selbst, bald nur auf der einen Seite des Thallus *(Zonaria, Padina)*, bald beiderseitig angeordnet vor. In ihrer ersten Anlage stimmen Tetrasporangien, Antheridien und Oogonien vollständig überein: eine Epidermiszelle wölbt sich über die Thallusoberfläche empor und theilt sich in zwei übereinanderstehende Zellen, von denen die innere vegetative Zelle bleibt, die äussere zum Reproductionsorgan wird (Fig. 12 I t).

Die Zellen, deren Inhalt sich zu Tetrasporen entwickelt, stehen entweder zerstreut auf dem Thallus, wie bei *Dictyota* (Fig. 12 I), oder sie sind zu mehr oder minder dichten Häufchen vereinigt *(Taonia, Padina)*. Die Anlage der Tetrasporen



(B. 203.) Fig. 12.

I—III Querschnitte von *Dictyota*; I mit Tetrasporen, II mit Oogoniensorus o, III mit Antheridien a, IV Keimling von *Taonia* mit Centralknoten. (nach REINKE und THURET.

erfolgt entweder simultan und führt zu tetraëdrischer Anordnung, oder durch zweimalige Zweitheilung in der Weise, dass alle vier Sporen in einer Ebene liegen. Nicht selten führt die Zelltheilung im Tetrasporangium zur Bildung von nur zwei Sporen, oder der Inhalt bleibt ganz ungetheilt: Abweichungen, welche auf die

weitere Entwicklung des Sporangium-Inhaltes ohne Einfluss sind. Aus dem durch Vergallertung der Membranen sich öffnenden Scheitel des Sporangiums werden die membran- und bewegungslosen Sporen ausgestossen, um bald sich mit Membranen zu umhüllen und zu keimen.

In den Oogonien, die bei *Dictyota*, *Padina* und *Taonia* sorusartig vereinigt stehen (Fig. 12 II), bleibt der Inhalt stets ungetheilt und wird als unbewegliches, membranloses Ei ausgestossen. Bei denjenigen Dictyotaceen, bei denen die Keimung des Eies und der Tetrasporen beobachtet worden ist, erfolgt dieselbe in beiden Fällen in derselben Weise. Dagegen erwiesen sich die Produkte der Keimung bei den verschiedenen Gattungen verschieden. Bei *Dictyota* und *Zonaria* nimmt der Keimling sofort die Gestalt der Mutterpflanze an; bei *Taonia* (Fig. 12 IV), *Padina* und *Dictyopteris* hingegen wird zunächst ein kugeliger oder länglicher Gewebekörper gebildet (c), der von Reinke als Centralknoten bezeichnet worden ist und der erst seinerseits aus oberflächlich gelegenen Zellen einen oder mehrere Sprosse von der Form der Mutterpflanze erzeugt.

Die Antheridien stehen immer gruppenweise bei einander. Nur bei *Dictyota* entwickeln sich die den männlichen Sorus begrenzenden Epidermiszellen durch Auswachsen zu einer Art von Hülle (Fig. 12 III p). Der Inhalt der Antheridien verwandelt sich unter vollständigem Verlust seines Farbstoffes durch vielfach in drei senkrecht aufeinanderstehenden Richtungen des Raumes wiederholte Zweitheilung in eine grosse Anzahl bewegungsloser Spermatien von rundlicher oder länglicher Form, welche durch Auflösung der Antheridienmembran frei werden.

Das wesentlichste Moment für die systematische Stellung der Dictyotaceen, die Art und Weise der Befruchtung klarzustellen, ist trotz oft wiederholter Untersuchungen bisher noch nicht gelungen, und es ist noch völlig ungewiss, wann und wo dieselbe vollzogen wird. Unter solchen Umständen ist auch die Deutung der einzelnen Fortpflanzungszellen als männliche, weibliche und ungeschlechtliche nur aus der Vergleichung dieser Zellen mit den entsprechenden Formen von Fortpflanzungszellen anderer Thallophyten gewonnen worden. Die wesentlichen Anhaltspunkte für die gewählten Bezeichnungen sind folgende: die Spermatien der Dictyotaceen entsprechen im Habitus und in dem Mangel der Bewegung vollkommen denen der Florideen; die Tetrasporen gleichen ebenso den Tetrasporen der Florideen und für ihre Deutung als ungeschlechtliche Sporen spricht der Umstand, dass sie jederzeit leicht zu keimen vermögen. Die noch übrig bleibenden hier in Betracht kommenden Organe, die sogenannten Oogonien, sind in der That die einzigen bekannten Organe bei den Dictyotaceen, welche man bei dem Vorhandensein von männlichen Sexualzellen als die entsprechenden weiblichen Organe deuten könnte. Allerdings vermag auch das in dem muthmasslichen Oogonium erzeugte Ei oft dem Anschein nach ohne Befruchtung zu keimen, und vielleicht sind die Dictyotaceen bei eingetretenem Zeugungsverlust auf diese parthenogenetische Entwicklung der Eier angewiesen.

Gestützt auf die Aehnlichkeit der Spermatien und Tetrasporen mit denen der Florideen hat Cohn die Dictyotaceen als echte Florideen betrachtet wissen wollen, allein der vollständige Mangel der Trichogyne und der charakteristischen Fruchtbildung der Florideen trennt doch bis auf Weiteres die Dictyotaceen scharf von den Florideen. Auf der anderen Seite weist die Färbung des Thallus und das Auftreten von Oel als Assimilationsprodukt, sowie die Entwicklung büschelförmig gestellter Haare mit basalem Wachsthum auf dem Dictyotaceen-Thallus auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Melanophyceen hin.

THURET, Recherches s. l. anthéridies des algues. (Ann. Sc. nat. ser. 4. Tome III.) — COHN, Ueb. einige Algen von Helgoland. (Leipz. 1865.) — REINKE, Entwgesch. Unters. ü. d. Dictyotaceen des Golfes von Neapel. (Nova Acta Ac. Leop.-Carol. Vol. XL. 1878.)

Zweite Unterklasse: Chlorophyceen.

Die Chlorophyceen sind vorzugsweise Bewohner des süssen Wassers, und manche Gruppen sind auch auf dieses in ihrer Verbreitung vollkommen eingeschränkt (Conjugaten, Protococcoideen); andere wie die Characeen vermögen aus dem süssen Wasser in das Brackwasser hinauszugehen, während an der Bildung der eigentlichen marinen Flora nur Angehörige der Confervoideen und Siphoneen betheiligt sind, und von den letzteren einzelne Abtheilungen nur im Meere vorkommen.

Der Thallus der Chlorophyceen ist entweder einzellig (Siphoneen, Protococcoideen, Conjugaten) oder mehrzellig. Im letzteren Fall besteht er aus einfachen Zellreihen oder Zellflächen und nur bei den Characeen — die überhaupt eine eigenthümlich isolirte Stellung einnehmen — finden sich erste Andeutungen einer echten Gewebebildung. Unter den einzelligen Chlorophyceen lassen sich zwei Typen unterscheiden: einmal solche Algenformen, bei denen die Thalluszelle in Form eines langen, meist engen und vielfach verästelten Schlauches entwickelt auftritt, wie das für die Siphoneen charakteristisch ist; und zweitens solche Algen, deren Thallus mikroskopische Dimensionen kaum je überschreitet. Die letzteren leben entweder isolirt, oder sie sind familienweise zu unverzweigten Zellreihen vereinigt (die Conjugaten), oder die Familien sind zu oft netzartig durchbrochenen Zellplatten oder Hohlkugeln — sogenannten Coenobien — verbunden (Hydrodictyeen und Volvocineen).

Ungeschlechtliche Vermehrung ist bei den Chlorophyceen in den einfachsten Fällen identisch mit der Zweitheilung der Mutterpflanze. Bei einzelligen Pflanzen wie die Conjugaten es sind, besteht die einzige Form ungeschlechtlicher Vermehrung in der vegetativen Zelltheilung, bei den Palmellaceen tritt sie neben anderen Fortpflanzungsformen auf. Indessen besitzen nicht alle einzelligen Chlorophyceen diesen Modus der Individuenvermehrung, denn er fehlt den Protococcaceen, den Volvocineen und den meisten Siphoneen gänzlich.

Bei der weitaus überwiegenden Zahl von Chlorophyceen findet die ungeschlechtliche Vermehrung durch Zoosporen[1]) statt, und zwar tritt solche bei den Bewohnern des süssen Wassers gewöhnlich dann ein, wenn der Wasserzufluss ein reichlicher ist. Die Form und die Entstehung der Zoosporen ist bereits oben (pag. 194) ausführlich behandelt worden. Es ist dort auch schon darauf hingewiesen worden, dass manche Form ungeschlechtlicher Vermehrung durch ruhende Fortpflanzungszellen auf eine Modificirung von Zoosporen zurückgeführt werden kann, welche die selbstständige Bewegungsfähigkeit eingebüsst haben (die sogenannten Ruhesporen der Chaetophoreen). In andern Fällen ist der Beweis für die Entstehung unbeweglicher Fortpflanzungszellen aus bewegungslos gewordenen Zoosporen nur schwer zu erbringen, wie für die ruhenden Sporen von *Acetabularia*.

[1]) Für die Zoosporen der Chlorophyceen wird vielfach noch die Bezeichnung »Makrozoosporen« angewendet; doch ist diese Nomenclatur völlig unmotivirt seitdem man erkannt hat, dass die kleineren Schwärmzellen, welche im Gegensatz zu den Makrozoosporen als »Mikrozoosporen« bezeichnet wurden, gar keine »Sporen«, d. h. ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen sind, sondern dass letztere — gegenwärtig als Planogameten bezeichnet — der sexuellen Vermehrung dienen.

Unter allen Chlorophyceen sind die Conjugaten dadurch ausgezeichnet, dass die einzigen ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, welche den Zoosporen der anderen Algen gleichwerthig sind, — die beiden Keimzellen der Desmidiaceen, die aus der Zygote sich entwickeln, — ausnahmslos unbeweglich sind.

Eine eigenthümliche Vermehrung, die bei zahlreichen grünen Algen beobachtet worden ist, wird bewirkt durch die Bildung sogenannter Protococcus- und Palmella-Zustände, deren Auftreten zum Theil wahrscheinlich durch plötzliche Veränderungen in den Vegetationsverhältnissen bedingt wird.[1] Bei dem Uebergang in den Protococcus- und Palmellen-Zustand verwandelt sich der Thallus der verschiedenartigst gestalteten Algen *(Coleochaete, Cylindrocopsa, Ulothrix* Fig. 17 VIII, *Stigeoclonium, Chlorotylium. Ulva, Hydrocytium, Stephanosphaera),* in Haufen gleichförmiger Zellen. Entweder zerfällt der Thallus der fadenförmigen Algen wie bei *Stigeoclonium* direkt durch Vergallertung der Membran in seine einzelnen sich abrundenden Zellen, oder es gehen erst zahlreiche Zelltheilungen nach allen Richtungen des Raumes vorher, und durch Auflösung der Mutterzellmenbran werden die aus jeder Zelle hervorgehenden Häufchen von Tochterzellen frei. Je nachdem die so isolirten Zellen mit normaler oder mit stark gequollener Membran versehen sind, wurden sie früher als Species der Gattungen *Protococcus* oder *Palmella* beschrieben. Dass der Palmella-Zustand von dem Protococcus-Zustand aber nur durch den Grad der Membranvergallertung sich unterscheidet, geht daraus hervor, dass Cienkowski bei *Hydrocytium* beide Formen von Zellen aus derselben Mutterzelle hervorgehen sah. Aus diesen einzelligen Zuständen kann in verschiedener Weise der normale Thallus sich entwickeln: bisweilen geht er direkt durch das Auswachsen einer derartigen isolirten Zelle hervor, häufiger aber erzeugt eine Protococcus- oder Palmella-artige Zelle mehrere neue Individuen, die unter der Form von Schwärmzellen frei werden.

Die geschlechliche Vermehrung erfolgt durch Zygoten. Der Befruchtungsact, aus dem die Zygoten hervorgehen, tritt bei den Chlorophyceen unter dreifacher Form auf.

1. Als eine Copulation von Planogameten, deren Verschmelzung stets noch während des Schwärmzustandes der Gameten erfolgt. (Isogame Befruchtung).

2. Als Befruchtung ruhender Eier durch schwärmende Spermatozoiden; die Verschmelzung der beiden Zellen erfolgt abweichend von dem Copulationsact der Melanophyceen innerhalb der Ei-Mutterzelle, des Oogoniums. (Oogame Befruchtung.)

3. Als eine Copulation zweier Gameten, welche eigener Locomotionsorgane, wie es die Cilien der Planogameten sind, vollständig entbehren und als Aplanogameten bezeichnet werden. Active Theilnahme am Verschmelzungsprozess zeigen entweder beide Aplanogameten oder die eine Gamete verhält sich dabei völlig passiv, so dass man innerhalb dieses Befruchtungstypus zwei Modificationen findet, welche als isogame und oogame Befruchtung charakterisirt erscheinen. Ausführlichere Angaben über diese Verhältnisse finden sich unten bei der speciellen Darstellung der Conjugaten, auf welche die Aplanogameten-Copulation beinahe ausschliesslich beschränkt ist.

---

[1] Famintzin, Die anorganischen Salze als Hilfsmittel zum Studium der Entwicklung niederer chlorophyllhaltiger Algen. (Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. des Sciences de St. Petersbourg. 1871. Tome VIII.) — Cienkowski, Zur Morphologie der Ulothricheen. Ebenda 1876. Tome IX.) — Cienkowski, Ueber Palmellenzustand bei Stigeoclonium. (Bot. Zeitung. 1876).

Die beiden ersteren Befruchtungsformen, Copulation von Planogameten und Befruchtung ruhender weiblicher Gameten durch schwärmende männliche Gameten stehen zu einander in dem Verhältniss, dass der letztere Prozess nur als eine höhere Ausbildungsstufe des ersteren aufgefasst werden muss, deren habitueller Unterschied dadurch bedingt wird, dass bei der weitergehenden geschlechtlichen Differenzirung der beiden Gameten die weibliche, passiv am Befruchtungsact betheiligte Gamete, ihre Bewegungsfähigkeit verloren hat. Dementsprechend können innerhalb der natürlichen Verwandtschaftsreihen der Chlorophyceen, wie sie sich auf Grund der Gesammtorganisation und des ganzen Entwicklungsganges der Pflanze zu erkennen geben, beide Befruchtungsformen neben einander vorkommen. So lässt sich innerhalb der Confervoideen eine Gruppe von Gattungen mit Planogameten-Copulation von einer andern Gruppe trennen, bei der die Zygote aus der Befruchtung ruhender Eier durch Spermatozoiden hervorgeht, und die gleichen Verhältnisse wiederholen sich in der Familie der Volvocineen. Und dass die Copulation der Aplanogameten, die in derselben Weise innerhalb der Conjugatenfamilie isogame und oogame Copulationsacte aufweist, gleichfalls in Beziehung zu den beiden andern Befruchtungsformen steht, geht daraus hervor, dass sie — wenn auch nur vereinzelt — neben jenen beiden Befruchtungsformen in derselben Familie der Volvocineen vorkommt.

Die Aplanogameten werden stets einzeln in Zellen erzeugt, die von den vegetativen Zellen in keinem Punkte sich unterscheiden. Die Planogameten werden stets in Mehrzahl in einer Mutterzelle erzeugt und diese Mutterzelle selbst (das Gametangium) stimmt in seiner Form vollständig mit den sterilen Zellen überein. Die Eier dagegen werden (mit Ausnahme der Gattung *Sphaeroplea*) immer nur einzeln in den Mutterzellen, den Oogonien, erzeugt und das Oogonium erscheint durch bauchige Auftreibung den vegetativen Zellen gegenüber auch äusserlich verschieden gebaut. Eine Mittelstellung zwischen den Planogametenbildenden und den Ei-bildenden Chlorophyceen nimmt in der äusseren Bildung der Gameten und ihrer Mutterzellen *Sphaeroplea* ein: diese Gattung besitzt zwar schon ruhende Eier, wie sie den höheren Chlorophyceen mit oogamer Befruchtung eigen sind; sie weist andererseits aber habituell noch grosse Aehnlichkeit mit den Planogameten-bildenden Chlorophyceen dadurch auf, dass die unbeweglichen Eier in Mehrzahl auftreten, wie es sonst nur bei den Planogameten-bildenden Chlorophyceen der Fall ist, und ihre Oogonien unterscheiden sich habituell noch in keinem Punkte von den vegetativen Thalluszellen.

Die Entwicklung der Planogameten erfolgt ganz nach der Analogie der Zoosporen und ebenso geht die Entwicklung der Spermatozoiden vor sich (wenn man von den Characeen absieht). Nur ist die Spermatozoidenbildung in vielen Fällen äusserlich von der Zoosporenbildung dadurch unterschieden, dass die bisher grüne Farbe einer gelblichen Färbung der Spermatozoiden Platz macht. — Nur in Bezug auf die Bildung der ruhenden Eier mögen hier noch einige specielle Bemerkungen Platz finden.

Wie bei der Entstehung der Eier von *Sphaeroplea* der ganze Inhalt der Mutterzelle zu ihrer Bildung verbraucht wird, so giebt es auch eineiige Oogonien, bei welchen dies der Fall ist, wie bei *Volvox* und *Chara*. In anderen Fällen wird nur ein Theil des Oogonieninhaltes zur Eibildung verwendet und der Rest wird aus dem reifen und geöffneten Oogonium ausgestossen, ohne dass die Bedeutung dieses Vorganges für die Befruchtung selbst bisher klar gestellt ist (*Oedogo-*

nium, Coleochaete, Vaucheria, Fig. 18 VI). Ob das ausgestossene Plasma einen eigenen Zellkern besitzt, ist noch nicht nachgewiesen. Die selbständige Zellnatur des nicht zur Eibildung verwendeten Plasmas des Oogoniums würde das Zugrundegehen eines Theiles des Oogonium-Plasmas als analog der Auflösung der Bauch- resp. Halskanalzellen im Archegonium erscheinen lassen und der Unterschied nur darin bestehen, dass bei den Archegoniaten die Eimutterzelle durch feste Membran gegen die der Vernichtung preisgegebenen Plasmatheile abgegrenzt wird, während bei den Thallophyten eine Fächerung im Oogonium nicht stattfindet. Auch habituell erinnern die Oogonien mancher Chlorophyceen bereits an die Archegonien, indem sie eine Differenzirung in Bauch- und Halstheil erkennen lassen. So ist bei *Vaucheria* und *Coleochaete* derjenige Theil, in welchem die weibliche Gamete ruht, bauchartig erweitert, während das obere Ende nach Analogie des Archegonienhalses schnabelartig verlängert ist. Namentlich bei manchen *Coleochaete*-Species ist der Hals ausserordentlich langgestreckt (vergl. Fig. 14) und scharf gegen den Bauchtheil abgesetzt. So sehen wir die einzelnen Theile der Muscineen- und Pteridophyten-Archegonien bereits habituell und functionell bei den ausgebildeten Formen des Chlorophyceen-Oogoniums vertreten: die Eizelle, Bauch- und Halswand, Bauch- und Halscanal. Aber selbst diese höchst entwickelten Oogonien repräsentiren doch nur die primitive Urform der Archegonien; denn bei ihnen sind die verschiedenen Abschnitte nur differenzirte Theile einer und derselben Zelle, während bei den Archegonien sowohl die Wand wie auch der eigentliche eibildende Apparat sich aus einer Mehrheit von Zellen aufbaut.[1])

Eine ganz isolirte Stellung nehmen neben den typischen Chlorophyceen-Oogonien diejenigen der Characeen ein, indem das Oogonium schon vor der Reife durch Zellfäden berindet erscheint, die sich unterhalb des Oogoniums entwickeln und dasselbe in regelmässigen Spiralen umwinden (vergl. Fig. 13 VI). Aehnliches kommt nur noch bei *Coleochaete* vor, doch findet hier die Berindung des Oogoniums erst nach der Befruchtung des Eies statt.

Zwischen der Bildung der Zygote und ihrer Keimung verläuft bei den meisten Chlorophyceen eine längere Zeit, oft von der Dauer mehrerer Monate. Ausnahmslos erfolgt die Einschiebung einer solchen Ruheperiode vor der Keimung bei allen Characeen, Oedogoniaceen, Coleochaeteen, Sphaeropleaceen, Vaucheriaceen, *Ulothrix*, Volvocineen, Conjugaten, so dass die sofortige Keimung der Zygote nach ihrer Entstehung als Ausnahme von der Regel betrachtet werden muss. — Bei der zu den Siphoneen gestellten Gattung *Botrydium* kann die Zygote sofort keimen oder aber Ruhezustände eingehen und die Beobachter dieser Alge deuten an, dass das verschiedene Verhalten in dieser Beziehung möglicherweise in Beziehung stehe zu der Vegetationsweise der Pflanzen, welche die Gameten erzeugten. Bei den endophytisch lebenden Protococcaceen-Gattungen *Chlorochytrium* und *Endosphaera* keimt die Zygote sofort nach ihrer Enstehung, aber nur um

---

[1]) Vielleicht ist es nicht ohne Interesse darauf hinzuweisen, dass bei den marinen Chlorophyceen nur isogame Befruchtung bekannt ist, während sämmtliche oogame Chlorophyceen Bewohner des süssen Wassers sind. Da die letzteren aber gerade dasjenige Glied bilden, durch das die Thallophyten mit den Archegoniaten verknüpft sind, so geben dieselben nicht nur die Richtung an, welche die Entwicklung der ganzen Organisation nehmen musste, um auf die Stufe der Archegoniaten zu gelangen, — sondern vielleicht deuten ihre Standorte im süssen Wasser auch die Richtung des Weges an, welche die ursprünglich allein vorhandenen marinen Pflanzen bei ihrer Eroberung des festen Landes genommen haben.

sogleich in das Gewebe einer Wirthspflanze einzudringen, ohne deren Schutz eine weitere Entwicklung der Pflanze überhaupt nicht möglich sein würde.

In allen Fällen, wo die Zygote sofort keimt, oder wo sie, wie bei *Hydrodictyon, Acetabularia, Dasycladus, Ulothrix* zwar nicht keimt, aber auch insofern einen absoluten Ruhezustand nicht eingeht, als sie sehr langsam an Volumen zunimmt — in allen diesen Fällen findet eine Farbenänderung der Zygote nicht statt. Denn nur da, wo die Zygote eine längere Zeit vollständiger Ruhe durchmacht, tritt eine Rothfärbung der Zygote ein, über die bereits oben (pag. 173) Näheres mitgetheilt ist. Während der Dauer der Ruhezeit vermögen die meisten Zygoten ein vollständiges Austrocknen zu ertragen, wenn dasselbe allmählich und bei nicht zu intensiver Beleuchtung erfolgt, ja das vorhergehende Austrocknen geht sogar — in gewissen Grenzen vorüber —, ohne irgend welchen Einfluss auf die Zeit der Keimung auszuüben.

Zygoten von *Volvox globator*, die im Juni gebildet worden waren, keimten in den ersten Tagen des Februar, gleichviel ob sie die ganze Zeit im Wasser oder ob sie bis zum 1. Januar oder 1. Februar trocken gelegen hatten. Das gleiche Verhalten hat auch COHN für *Sphaeroplea* nachgewiesen.

Die Zygote wächst entweder zu einer Keimpflanze aus oder es entwickeln sich mehrere Keimpflanzen daraus, und in diesem letzteren Falle werden die jungen Pflänzchen als Zoosporen entlassen. Nur bei den Desmidiaceen, denen jede Schwärmzellenbildung abgeht, sind die in Zweizahl entstehenden Keimlinge unbeweglich.

Was den Entwicklungsgang der Chlorophyceen betrifft, so entbehren die Characeen der ungeschlechtlichen Vermehrung vollständig, und aus der geschlechtlich erzeugten Zygote geht eine neue Geschlechtsgeneration hervor. Den Characeen scheinen sich in dieser Hinsicht andere Gattungen anzuschliessen, wie *Sphaeroplea, Dasycladus, Codium, Chlorochytrium, Endosphaera*, bei denen ungeschlechtliche Vermehrung zur Zeit noch nicht bekannt ist. In allen anderen Fällen scheint der Entwicklungsgang sich so zu gestalten, dass sich zwischen zwei geschlechtliche Generationen eine oder mehrere ungeschlechtliche Generationen einschieben und erst die letzte ungeschlechtlich entstandene Generation wieder Gameten erzeugt. Die ungeschlechtliche Vermehrung kann dabei entweder erfolgen durch Bildung von Zoosporen — Oedogonieen, Coleochaeteen, Vaucheriaceen, *Ulothrix*, Protococcaceen (Volvocineen) — oder aber dadurch, dass der einzellige Thallus sich durch vegetative Zweitheilung ungeschlechtlich vermehrt (Conjugaten).

Es ist mehrfach der Versuch gemacht worden, der Zygote der Chlorophyceen den Werth einer selbständigen Generation zuzuschreiben, und zwei Punkte waren es, die man zur Begründung dieser Auffassung verwerthen konnte: einmal die relative Selbständigkeit und Langlebigkeit vieler Zygoten, die isolirt von dem mütterlichen Organismus ein längeres Ruhestadium durchzumachen befähigt sind, und zweitens der Umstand, dass die Zygoten vieler Gattungen nach der Ruhezeit einer kleineren oder grösseren Anzahl von Zoosporen den Ursprung geben, welche von den sonst auftretenden Zoosporen ungeschlechtlicher Generationen in nichts abweichen. Man konnte solche Zygoten als geschlechtlich erzeugte Generationen betrachten, die ihrerseits sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Zoosporen (= Sporogonium der Moose) fortpflanzen. Diese Anschauungsweise ist dann auch auf solche Fälle übertragen worden, wo wie bei *Chara* aus der Zygote eine einzige neue Geschlechtspflanze hervorgeht; sie ist verallgemeinert worden

in dem Bestreben, für den Entwicklungsgang, der bei den Archegoniaten in eclatanter Weise durch den Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen charakterisirt ist, einen parallelen Verlauf auch bei den Thallophyten nachzuweisen. Die Auffassung der Zygote als einer selbständigen Generation ist aber nicht haltbar: schon darum nicht, weil sie consequenter Weise dahin führen würde, auch das befruchtete Ei der Archegoniaten als eine selbständige Generation erscheinen zu lassen, aus welcher das Moossporogonium oder die Farnpflanze als eine zweite geschlechtslose Generation hervorgeht. Denn das befruchtete Ei der Archegoniaten sowol wie dasjenige der Melanophyceen und das der Chlorophyceen sind homologe Bildungen, welche nur die erste Zelle der neuen Generation darstellen. Ebensowenig wie man das sofort nach der Befruchtung sich weiterentwickelnde Ei der Archegoniaten oder der Fucaceen als selbständige Generation bezeichnen kann, die nun auf ungeschlechtlichem Wege eine neue Generation erzeugt — ebensowenig ist man berechtigt, die sofort auswachsenden Zygoten von *Botrydium*, *Chlorochytrium* oder *Endosphaera* als solche zu betrachten. Und von diesen letzteren Fällen unterscheiden sich die Zygoten zahlreicher Chlorophyceen (Characeen, Zygnemaceen, Vaucheriaceen) nur durch die Einschaltung einer längeren oder kürzeren Ruheperiode. Neben diesen Zygoten, aus denen wie bei den Archegoniaten und Melanophyceen nur ein neues Individuum hervorgeht, giebt es ferner auch Chlorophyceen, deren Zygoten Polyembryonie zeigen: aus einer solchen Zygote gehen 2, 4 oder mehr junge Pflänzchen hervor, die bei ihrer Entstehung entweder die Ausbildung zeigen, wie die meisten Chlorophyceen in ihrem Jugendstadium, nämlich als Zoosporen; oder aber ihnen fehlt die Fähigkeit selbständiger Bewegung wie bei den Desmidiaceen. Nach der Analogie mit den übrigen Zygoten kann auch dieser letzteren Form von Zygoten der Werth einer selbstständigen Generation nicht zuerkannt werden.

Die Einschaltung einer Ruheperiode bei den Zygoten der meisten Chlorophyceen, welche die Entwicklung der letzteren im Gegensatz zu den Archegoniaten und Melanophyceen complicirt, scheint im Wesentlichen bedingt durch die Lebensweise der Chlorophyceen. Während den specifisch marinen Thallophytenklassen — den Florideen und den Melanophyceen — die Fähigkeit Dauerzellen zu bilden vollständig abgeht, ist dieselbe in hohem Grade bei den Bewohnern des süssen Wassers ausgebildet vorhanden und diese Fähigkeit ist ausser den Chlorophyceen auch den Diatomeen und Schizophyceen eigen. Bei der Gefahr der Austrocknung, welcher die meisten Standorte der Süsswasseralgen ausgesetzt sind, und bei der Unfähigkeit der vegetativen Algenzellen ohne Weiteres eine solche Austrocknung überleben zu können, müssen in den Zellen erst bestimmte Veränderungen vor sich gehen, wodurch sie gegen Austrocknung widerstandsfähig gemacht werden. Fasst man die Veränderungen in's Auge, welche die vegetativen Zellen des Chlorophyceen-Thallus bei ihrer Ueberführung in Dauerzellen durchmachen, so ergiebt sich augenscheinlich das Bestreben, das Plasma der betreffenden Zellen wasserärmer zu machen. Die Verringerung des Volumens unter oft beträchtlicher Verdickung der Membran, die Concentrirung plastischer Stoffe und das Verschwinden zellsafthaltender Vacuolen beweist das. Wenn aber für die Existenz von Dauerzellen ein wasserärmstes Plasma nothwendig ist, so ist es klar, dass für die Zygoten, die aus der Vereinigung consistenter Plasmamassen entstanden sind, die Vorbedingungen, als Dauerzellen fungiren zu können, in eminenter Weise erfüllt sind. Und dass die Chlorophyceen von dieser vortheilhaften Eigenschaft der Zygote im eintretenden Nothfall sehr wol Gebrauch zu

machen verstehen, beweist eine Erscheinung, deren man sich bei der Cultur gewisser Algen mit Erfolg bedienen kann, um die Zygotenbildung zu beschleunigen. Wenn man nämlich *Vaucheria*, *Volvox* oder Zygnemaceen cultivirt, so genügt ein allmähliches Verdunsten des Wassers in den Culturgefässen, um diese Algen zur Anlage der Geschlechtsorgane, resp. zur Ausbildung der Gameten zu zwingen.

Die einfache Regelmässigkeit in dem Entwicklungsgang der Chlorophyceen wird ausser durch das Auftreten von längeren Ruhezuständen auch durch das Zerfallen des Thallus in einzelne Zellen, durch das Auftreten von sogenannten *Protococcus*- und *Palmella*-Zuständen (vgl. pag. 235) mannigfach complicirt und namentlich das Leben der Süsswasseralgen zeigt oft eine chaotische Mannigfaltigkeit von Entwicklungszuständen, die noch nicht bei allen Gattungen in wünschenswerther Weise haben klargelegt und geordnet werden können.

In der Bildung der Unterabtheilungen der Chlorophyceen schliesst sich die folgende specielle Darstellung im Wesentlichen der vortrefflichen Anordnung an, wie sie KIRCHNER (in seiner Bearbeitung der Algen für COHN's Kryptogamenflora von Schlesien) aufgestellt hat und an deren Stelle zur Zeit eine bessere nicht gesetzt werden kann. Die Hauptgruppen basiren ausser auf der Fortpflanzung und dem gesammten Entwicklungsgang vorzugsweise auf dem Bau des Thallus; gegen letzteren tritt die äussere Form des Befruchtungsvorganges billigerweise mehr und mehr in den Hintergrund, in dem Masse wie die Anschauung, dass der isogame und der oogame Copulationsprozess nur Modificationen desselben Typus sind, zu allgemeinerer Geltung gelangt. Dem entsprechend finden sich in den Unterordnungen der Chlorophyceen Planogameten-Copulation und Ei-Befruchtung mehrfach neben einander vertreten. Die fünf Ordnungen der Chlorophyceen lassen sich in den gröbsten Umrissen folgendermassen charakterisiren:

I. Characeen. Mehrzelliger Thallus mit wirteliger Verzweigung und parenchymatischer Berindung. — Nur geschlechtliche Fortpflanzung. Antheridien kugelig aus acht Klappen zusammengesetzt, die auf ihrer Innenseite Spermatozoiden-bildende Fäden tragen. Oogonien schon vor der Befruchtung von fünf spiralig gewundenen Zellfäden berindet.

II. Confervoideen. Thallus mehrzellig, einreihig fadenförmig, oft verästelt, oder flächenförmig aus einer oder zwei Zellschichten gebildet, in letzterem Fall bisweilen röhrenförmig entwickelt. Ungeschlechtliche Vermehrung durch Zoosporen. Zygoten entstehen durch Planogameten-Copulation und Ei-Befruchtung.

III. Siphoneen. Thallus aus einer grossen Zelle gebildet, die schlauchartig entwickelt und vielfach verästelt ist. Zygote aus der Copulation von Planogameten oder aus Ei-Befruchtung hervorgehend.

IV. Protococcoideen. Thallus einzellig von mikroskopischen Dimensionen, einzeln oder zu Familien verbunden. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen oder durch vegetative Zweitheilung. Zygote durch Planogameten-Copulation oder Ei-Befruchtung entstehend.

V. Conjugaten. Kleine einzellige Algen, einzeln oder zu Familien vereinigt lebend. Zygote geht hervor aus der Copulation von Aplanogameten. Ungeschlechtliche Vermehrung durch vegetative Zweitheilung.

1. Ordnung. Characeen.

Die Characeen sind bald zarte, bald durch Kalkincrustation starr und brüchig werdende einjährige oder mehrjährige Algen des süssen und des brackigen Wassers. Sie bilden eine scharfumgrenzte natürliche Familie, deren Zugehörigkeit zu den

Algen aber, so lange man den Befruchtungsakt noch nicht kannte, angefochten worden ist, und deren Stellung in der That auch jetzt noch eine ziemlich isolirte ist. Neben dem complicirten Bau der Fortpflanzungsorgane ist es hauptsächlich die weitgehende constant durchgeführte Gliederung der vegetativen Theile des Thallus, welche den Characeen eine höhere Stellung im System anzuweisen, in jedem Falle aber ihre Entfernung aus dem Rahmen der Thallus-Pflanzen zu fordern schien.

An der Zusammensetzung des Characeen-Thallus betheiligen sich zwei Formen von Sprossen: einmal der aus der keimenden Zygote unmittelbar sich entwickelnde **Vorkeim**, der begrenztes Wachsthum zeigt, und zweitens der an dem Vorkeim als Seitenast angelegte eigentliche **Hauptstamm**, der unbegrenzte Entwicklungsfähigkeit besitzt und der durch seine regelmässige Verzweigung auch habituell die Characeen scharf charakterisirt. Der Hauptstamm trägt nämlich durch längere oder kürzere Internodien getrennte Wirtel von Kurztrieben (Fig. 13 I), die sogenannten **Blätter** oder Hauptstrahlen, und diese Kurztriebe entwickeln wiederum ihrerseits gleichfalls Wirtel von Verzweigungen, die **Blättchen**. Diese letz-

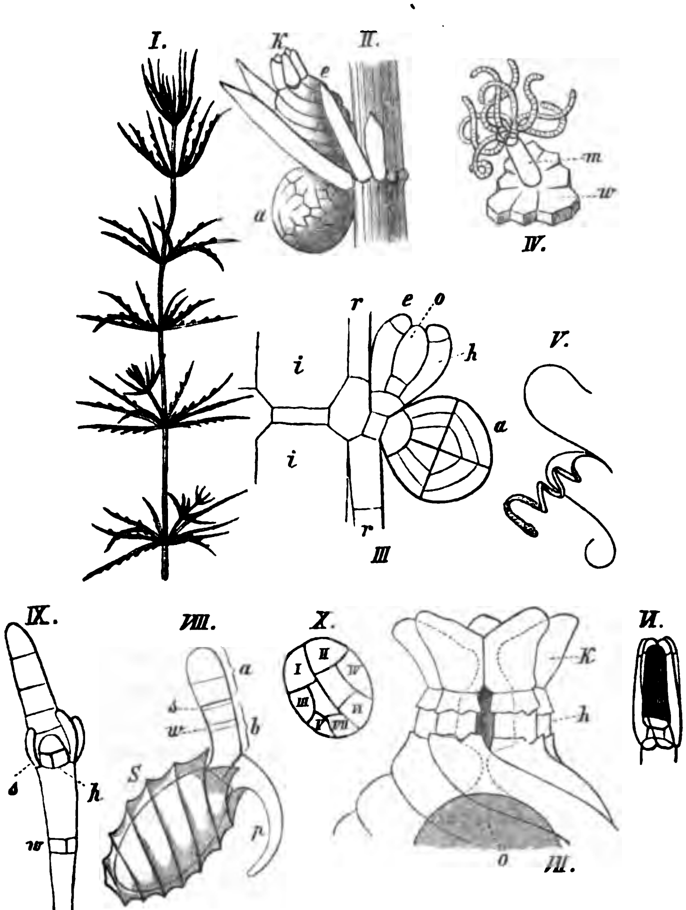


Fig. 13. (B. 204.)

I Spross von *Chara fragilis*. — II Blatt von *Chara* mit Blättchenwirtel a Antheridium, e Eiknospe mit Krönchen k. — III optischer Längsschnitt durch einen Blattknoten, i i Internodialzellen, dazwischen die Blattknotenzelle; ihr setzt sich rechts ein mit dem jungen Antheridium a abschliessender Ast an. Die Knotenzelle unter dem Antheridium hat nach abwärts den Rindenlappen r gebildet, nach aufwärts die Eiknospe e, o das Oogonium, h zweizelliger Hüllschlauch. — IV eine Klappe des Antheridiums; w Anth.-Wandzelle, m Manubrium, das auf der terminalen Knotenzelle die büschelförmigen Spermatozoiden-erzeugenden Fäden trägt. — V Spermatozoid. — VI junges Oogonium mit Hüllschläuchen, welche sich spiralig zu winden beginnen. — VII Spitze einer Eiknospe, o Gipfel des Oogoniums resp. des Eies, k Krönchen; bei h Halsbildung zum Zweck der Eröffnung der Eiknospe. — VIII Keimende Zygote S. — IX Vorkeim von *Chara*. — X Querschnitt durch eine Knotenzelle des Stammes, um die Reihenfolge der Bildung der peripherischen Zellen zu zeigen.

teren Wirtel erscheinen aber insofern rudimentär, als die Blättchen, welche auf der vom Hauptstamm abgewendeten Seite, der Aussenseite der Blätter angelegt werden, sich schwach oder gar nicht ausbilden und nur die dem Hauptstamm zugekehrten Glieder der Blättchen-Wirtel völlig zur Entfaltung gelangen (Fig. 13 II). Ein jeder Wirtel von Blättern trägt ausserdem in der Achsel eines seiner Kurztriebe einen oder (bei *Nitella)* zwei Langtriebe, die in ihrer Entwicklung eine vollständige, wenn auch oft schwächlichere Wiederholung des Hauptstammes darstellen.

Die Langtriebe der Characeen wachsen vermittelst einer Scheitelzelle, die nach rückwärts eine einfache Reihe von Segmentzellen durch successive Querwände abschneidet, die unter einander parallel sind. Die einzelnen Segmente theilen sich darauf in eine grössere obere Zelle und eine flachere untere Zelle. Die letztere bleibt ungetheilt und bildet — oft bis zu einer Länge von 10—15 Centim. heranwachsend — das Internodium des Stengels, welches die successiven Kurztrieb-Wirtel von einander trennt. Ihre obere Schwesterzelle dagegen, die »primäre Knotenzelle«, stellt den Bildungsherd für alle weiteren Entwicklungsvorgänge am Thallus dar. Aus ihr geht der Wirtel der als Blätter bezeichneten Kurztriebe hervor. Zu diesem Zwecke theilt sich die Knotenzelle zunächst durch eine diametrale Wand in zwei Tochterzellen. In jeder dieser beiden Zellen wird nun nach und nach der peripherische Theil der ursprünglichen Knotenzelle durch excentrische Wände abgeschnitten und zwar so, dass die Zelltheilungen in den beiden Hälften der Knotenzelle regelmässig alterniren. So wird die primäre Knotenzelle in einen Kranz von peripherischen Zellen und zwei von ihm eingeschlossene secundäre Knotenzellen (Fig. 13 X) verwandelt. Die peripherischen Zellen, deren Anzahl zwischen sechs und zwanzig schwankt, bei derselben Species aber gewöhnlich nur innerhalb enger Grenzen variirt, sind die Mutterzellen resp. Scheitelzellen eines ebensovielgliedrigen Wirtels von Kurztrieben oder Blättern. Auswachsend erzeugt jede der peripherischen Zellen als Scheitelzelle eines Blattes zwei bis zwölf Segmente und wird danach selbst zur Dauerzelle. Erst nach der Anlage aller Segmente eines Blattes findet in derselben Weise wie im Stengel die Spaltung der einzelnen Segmente in je eine Internodialzelle und eine Knotenzelle statt. Diese Theilung unterbleibt stets in der Endzelle der Blätter und meist auch in mehreren angrenzenden Segmenten und mit der Unterdrückung der Knotenzelle fallen hier in den terminalen Theilen des Blattes zugleich alle weiteren Zelltheilungsprozesse fort.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Produkte des basalen Segmentes, die deshalb auch durch besondere Benennungen ausgezeichnet werden. Auch in ihm erfolgt die normale Theilung in eine Knotenzelle und eine Internodialzelle. Die basale Internodialzelle oder »Verbindungszelle« streckt sich niemals und bleibt in dem Stengelknoten verborgen. Erst die zu ihr gehörende basale Knotenzelle des Blattes, der »Basilarknoten« gelangt an die Thallusoberfläche und von ihr gehen wichtige Neubildungen aus, auf die weiter unten eingegangen werden wird.

Die Knotenzellen der Blätter entwickeln ähnlich wie der Stengel einen Kranz von peripherischen Zellen, die aber nur eine einzige secundäre Knotenzelle umgeben, da die erste Halbirungswand der primären Knotenzelle, wie sie im Stengel auftritt, im Blatte fortfällt, ohne indessen dadurch die Anlage der peripherischen Zellen in der alternirenden Reihenfolge ihrer Entstehung zu beeinflussen. — Die Blätter und Blättchen eines Wirtels entwickeln sich in derselben Reihenfolge, wie ihre Mutterzellen angelegt wurden, so dass die Glieder desselben Wirtels nicht gleichaltrig sind, sondern das älteste Glied eines Wirtels an der tragenden Ach-

dem jüngsten diametral gegenüber steht. Der successiven Entstehungsfolge entsprechen auch im jugendlichen Zustande bedeutende Grössendifferenzen zwischen den einzelnen Gliedern eines Wirtels, die im Laufe der weiteren Entwicklung am Hauptstamm wieder völlig verwischt und ausgeglichen werden. An den aus Blättchen gebildeten Wirteln bleibt dagegen der ursprüngliche Grössenunterschied zwischen den Gliedern des Wirtels dauernd erhalten und die Stellung des ältesten Blättchens im Wirtel auch im ausgewachsenen Zustande deutlich kenntlich (Fig. 13 II).

Die Lage des zuerst im Knoten angelegten Wirtelgliedes ist nun verschieden, je nachdem der Wirtel von einem Langtrieb oder von einem Kurztrieb erzeugt wurde. An den Kurztrieben, den Blättern, steht nämlich stets das älteste Blättchen eines Wirtels dem Hauptstamm zugekehrt, so dass die ältesten und dauernd durch ihre Grösse ausgezeichneten Blättchen aller Wirtel eines Blattes in einer dem Hauptstamm zugewendeten geraden Linie übereinander stehen. Am Stengel hingegen beschreiben die Insertionspunkte des ältesten Gliedes der verschiedenen Wirtel eine Spirale um den Stamm und zwar beträgt die Divergenz zwischen den ältesten Gliedern zweier aufeinander folgender Wirtel die Hälfte der Divergenz zwischen zwei benachbarten Gliedern desselben Wirtels. Es würden somit die Glieder zweier aufeinander folgender Wirtel stets regelmässig mit einander alterniren, wenn nicht die langgestreckten Internodialzellen im Laufe des Wachsthums eine bedeutende Drehung in der Richtung jener Spirale erführen, wodurch die Divergenzen zwischen den ältesten Blättern aufeinander folgender Wirtel bedeutend vergrössert werden.

Schon oben ist gesagt worden, dass im Gegensatz zu den Wirteln von Blättchen die verschiedenalterigen Glieder desselben Blatt-Wirtels im ausgebildeten Zustand keinerlei Grössenunterschiede mehr wahrnehmen lassen. Nichts destoweniger ist es auch an den Blattwirteln im völlig ausgewachsenen Zustand leicht, das älteste Blatt des Wirtels zu erkennen, da nur in der Achsel dieses ein Seitenspross zur Entwicklung gelangt. Seinen Ursprung nimmt der Achselspross aus einer peripherischen Zelle des Basilarknotens des Blattes.

Noch andere Zellcomplexe verdanken ihre Entstehung den peripherischen Zellen der Basilarknoten der Blätter, nämlich die Rinde, welche bei *Chara* und zum Theil bei *Lychnothamnus* den Stengel bekleidet. — Schon auf sehr früher Entwicklungsstufe wächst bei den Blättern eine obere und eine untere peripherische Zelle des Basilarknotens aus, indem sie den Internodialzellen des Stengels sich fest anschmiegen (Fig. 13 III r). Die obere dieser beiden Zellen entwickelt sich zu einem aufsteigenden Rindenlappen für das nächsthöhere Internodium, während die untere Zelle einen absteigenden Rindenlappen für das untere Internodium bildet. Ein jedes Internodium erhält in dieser Weise seine Berindung zur Hälfte von den Basilarknoten des oberen Wirtels, zur anderen Hälfte von denen des unteren Wirtels; und wie die aufeinander folgenden Blattquirle miteinander alterniren, so greifen auch die aus den Blattbasen entstehenden aufsteigenden und absteigenden Rindenlappen, wo sie sich in der Mitte der Internodialzelle begegnen, alternirend ineinander. Das vollständig regelmässige Alterniren der einzelnen Rindenlappen der aufsteigenden und absteigenden Rindenhälfte wird übrigens am Stengel dadurch unmöglich gemacht, dass das älteste Blatt eines Wirtels, das aus seinem Basilarknoten einen Axillarspross erzeugt, keinen aufsteigenden Rindenlappen bildet.

Die Rindenlappen wachsen in demselben Masse, wie die von ihnen bedeckte Internodialzelle sich streckt und schliessen sich auch der spiraligen Windung der-

selben an. Durch mannigfache Zelltheilungen entwickeln sich die Rindenlappen zu complicirt gebauten Zellkörpern. Wie die Rindenlappen morphologisch äquivalent dem Achselspross sind, so entsprechen auch die Zelltheilungsvorgänge in ihnen im Wesentlichen den Theilungsprozessen in den Langtrieben. Jeder Rindenlappen wächst vermittelst einer Scheitelzelle, ihre Segmente zerfallen in zwei den Internodialzellen und den Knotenzellen entsprechende Tochterzellen; aber die Knotenzellen der Rindenlappen verwandeln sich später nur zu einem einseitig entwickelten Knoten, indem die peripherischen Zellen desselben nur an seiner freien Aussenseite angelegt werden.

In ähnlicher Weise, wie die Berindung der Stengel aus den Basilarknoten der Blätter stattfindet, werden bei manchen *Chara*-Species auch die Blätter von den Basilarknoten der Blättchen aus durch einen Kranz aufsteigender und absteigender Rindenlappen berindet. Nur dem unmittelbar über dem Basilarknoten gelegenen Internodium des Blattes fehlen jederzeit die aufsteigenden Rindenlappen, da die aus dem Basilarknoten des Blattes entstehenden Rindenlappen ja zur Berindung des Stengels dienen müssen.

Der Basilarknoten der Blätter wird ausser zur Bildung der Rindenlappen des Stengels auch noch in Anspruch genommen für die Bildung von kurzen einzelligen, sogenannten Nebenblättchen, die in einfachem oder in doppeltem Kranz den Blattwirtel begleiten.

Entsprechend der Gesetzmässigkeit der Sprossgliederung und des ganzen Zelltheilungsprozesses der Characeen ist auch die Anordnung der Fructificationsorgane am Thallus genau fixirt.

Die Antheridien stellen kugelige, in der Jugend grüne, später rothgefärbte Körper dar (Fig. 13 II a), die zur Reifezeit — entsprechend den acht zackig ineinandergreifenden Zellen, welche die Aussenwand des Antheridiums bilden — in acht Theile von gleichem Bau zerfallen. Jeder derselben (Fig. 13 IV) besteht aus einer flachen Wandzelle des Antheridiums, dem »Schildchen« w (Scutum, Klappe), einer am Umfang mit vorspringenden Ecken versehenen Zelle, deren Membran von dem zackigen Rand aus strahlig gegen die Mitte hin eingefaltet erscheint. Die vier um den oberen Pol des Antheridiums gelagerten Schildchen haben im Umriss die Form eines Kugeldreiecks; an den vier unteren Schildchen ist der Umriss viereckig, da die untere Ecke derselben durch die Trägerzelle des Antheridiums abgestumpft wird, die sich zwischen sie hinein schiebt. — Auf der inneren Seite der Schildchen erhebt sich in der Mitte eine walzenförmige Zelle im (Griff oder Manubrium), die wie die vorige bei der Reife des Antheridiums roth oder hochgelb gefärbt ist. Auf ihrem inneren freien Ende trägt sie eine hyaline, runde Zelle, die Köpfchenzelle, welche als Träger büschelförmig gestellter Zellfäden dient, in denen die Spermatozoiden entstehen.

Die Antheridien stehen bei *Nitella* terminal auf den Blättern, erscheinen aber stets gabelständig in Folge der unmittelbar unter dem Antheridium aus dem einzigen Blättchen-bildenden Knoten des *Nitella*-Blattes hervorgehenden Verzweigungen höherer Ordnung, welche das Blatt übergipfeln. Bei *Chara* und *Lychnothamnus* dagegen stehen die Antheridien seitlich am Blatt an Stelle des ältesten Blättchen eines Wirtels; d. i. an der inneren Seite des Blattes (Fig. 13 II), wo sie in basipetaler Reihenfolge zur Entwicklung gelangen.

Die zum Antheridium bestimmte Zelle theilt sich zunächst successive in acht Octantenzellen, die sich in ihrer weiteren Entwicklung gleich verhalten und von denen jede einem der acht bei der Reife des Antheridiums auseinanderfallenden Theile den Ursprung giebt. Die Octantenzellen werden durch zwei zur Antheridiumoberfläche parallele Wände in drei radial hintereinander liegende Zellen getheilt (Fig. 13 III a), von denen die beiden äusseren ohne weitere Theilungen

zu erfahren, zu Dauerzellen werden. Die äusserste Zelle (das spätere Schildchen) wächst vorzugsweise in tangentialer, die angrenzende Zelle (das künftige Manubrium) nur in radialer Richtung und dadurch entstehen nun Intercellularräume in dem bis dahin soliden Körper des Antheridiums. Die innersten der drei concentrischen Schichten des jungen Antheridiums bilden die acht Köpfchenzellen, die ihre centrale Lage niemals aufgeben. Aus ihnen sprossen je 4—6 Zellfäden hervor, die in die Hohlräume des Antheridiums hineinwachsen und später den Spermatozoiden den Ursprung geben. Anfangs zeigen sie Spitzenwachsthum, das aber bald durch zahlreiche intercalare Theilungen ersetzt wird. Nur die basalen Zellen der Fäden, welche spärlich verzweigt erscheinen, sind von intercalarer Zelltheilung ausgenommen.

Jede der sehr kurzen Gliederzellen der Fäden im Antheridium erzeugt ein Spermatozoid, dessen spiralig gewundener Plasmakörper an seinem vorderen Ende zwei Cilien trägt (Fig. 13 V) und lebhaft an die Spermatozoiden der Moose erinnert.

Die weiblichen Geschlechtszellen der Characeen befinden sich zur Reifezeit bereits von einem complicirt gebauten Gehäuse eingeschlossen und das Ei nebst dieser Hülle wird bei den Characeen speciell als »Eiknospe« bezeichnet. Die Eiknospe (Fig. 13 II e) besteht aus dem einzelligen Oogonium, welches ein einziges grosses Ei umschliesst und einer Hülle, welche aus fünf Zellfäden gebildet wird, die unmittelbar unterhalb des Oogoniums inserirt sind und in spiraligem Verlauf das Oogonium umwinden. Die fünf Hüllfäden sind untereinander und mit dem Oogonium fest verwachsen; über dem Scheitel des Oogoniums richten sich die Fadenenden auf und bilden das Krönchen der Eiknospe (Fig. 13 II und VII k). Jeder der fünf Hüllfäden besteht aus zwei *(Chara, Lychnothamnus)* oder drei Zellen *(Nitella, Tolypella)*, von denen nur die unterste langgestreckte Zelle den spiralig gewundenen Theil eines Hüllfadens bildet, während an der Bildung des Krönchens bei zweizelligen Fäden die oberste Zelle, bei dreizelligen Hüllfäden die beiden oberen Zellen betheiligt sind.

Die Hülle, welche das Oogonium umgiebt, schliesst letzteres hermetisch gegen das umgebende Wasser ab und würde den Zutritt der Spermatozoiden vollständig unmöglich machen, wenn nicht im reifen Zustand die Eiknospe durch die sogenannte Halsbildung die Möglichkeit sich zu öffnen besässe. Der oberste Theil der spiraligen Hüllschläuche erfährt dabei eine nochmalige Verlängerung und zwar unter Zerreissung der äussersten Lamellen ihrer Membran. Die gesprengten, meist mit Kalk incrustirten Theile der Membran begrenzen dann die zarten kalkfreien, sich streckenden und den Hals der Eiknospe bildenden inneren Membranschichten von oben und unten als vorspringender Rand (Fig. 13 VII h). Durch dieses erneuerte Wachsthum in der oberen Region der Eiknospenhülle trennen sich auch die Hüllschläuche unmittelbar unter dem Krönchen seitlich von einander, so dass nun die im Wasser schwärmenden Spermatozoiden freien Zutritt zu dem Oogonium haben und sich in grosser Menge in dem Raum über dem Scheitel desselben ansammeln können. Sie werden hier festgehalten von der vergallertenden Membran des Oogoniums, durch welche sie zu dem im Oogonium enthaltenen Ei vorzudringen vermögen. Das letztere umgiebt sich nach erfolgtem Befruchtungsact — (der noch nicht beobachtet ist) — ohne seine Form oder sein Volumen zu verändern mit einer festen Membran. Die äusseren Theile der Hüllschläuche gehen ebenso wie das Krönchen mit der Zeit zu Grunde und nur die inneren, der Zygote unmittelbar anliegenden Theile der Hüllschläuche bleiben übrig, verdicken und bräunen sich und bilden eine holzartige Schale um das befruchtete Ei. Mehr oder weniger bleiben auch die Scheidewände zwischen je zwei benachbarten Hüllschläuchen sich verholzend erhalten

und erscheinen dann, dem Verlauf der unversehrten Schläuche entsprechend als stärker oder schwächer vorspringende Kanten oder Flügel an der Zygote erhalten (Fig. 13 VIII S).

Die weiblichen Geschlechtsorgane stehen bei *Nitella* an Stelle von Blättchen und daher unmittelbar unterhalb des terminalen Antheridiums. Bei *Chara* entwickeln sie sich wie die Antheridien auf der inneren Seite der Blätter, aber sie nehmen hier nicht wie die Antheridien die Stelle eines Blättchens ein, sondern entstehen erst aus den Basilarknoten der Blättchen, als Seitensprosse derselben. Bei monöcischen Species erscheinen daher die Oogonien (resp. Eiknospen) als Achselspross des Antheridiums (Fig. 13 III o, II). Aber auch bei dioecischen Species wird diese Stellung durch das Fehlen der Antheridien nicht beeinflusst: das Oogonium steht dann eben in der Achsel eines älteren Blättchens des Wirtels. — Die Umwandlung eines Sprosses zur Eiknospe beginnt, wenn die Scheitelzelle desselben erst ein Segment gebildet hat. Letzteres theilt sich in normaler Weise in eine untere klein bleibende Internodialzelle und eine obere Knotenzelle. Die Knotenzelle erzeugt die Hülle des Oogoniums (Fig. 13 III h), während die Scheitelzelle zum Oogonium (o) wird, nachdem an ihrer Basis noch 1—3 kleine Zellen, die sogenannten Wendezellen abgeschnitten worden sind, deren Bedeutung bisher nicht hat erklärt werden können. Die fünf Aeste (h), welchen die Knotenzelle den Ursprung giebt, legen sich sofort fest dem Oogonium an und noch ehe sie den Scheitel desselben überwölbt haben, findet im oberen Theil die Abgrenzung der einen oder der beiden Zellen für das Krönchen statt. Während die Hülle sich über dem Oogoniumscheitel schliesst, beginnt in den jugendlichen Eiknospen (Fig. 13 V) die Richtung der Hüllschläuche aus dem geraden Verlauf in den spiralig gewundenen überzugehen.

Bei der ausserordentlich hohen Stufe, welche die Entwicklung des Geschlechtsapparates bei den Characeen erreicht hat, ist die Thatsache um so auffallender, dass die Befruchtung bisweilen umgangen werden kann und die weitere Entwicklung des Eies auf parthenogenetischem Wege doch zur Ausbildung einer in normaler Weise keimfähigen Frucht führt. In dieser eigenthümlichen Lage befindet sich nach AL. BRAUN's umfassenden Untersuchungen[1]) *Chara crinita* in Deutschland und Skandinavien, wo männliche Exemplare aller Forschungen ungeachtet bisher noch nicht aufzufinden gewesen sind. Nichtsdestoweniger gelangen die Früchte trotz Abwesenheit von Spermatozoiden zur vollständigen Entwicklung, die Pflanze tritt, obwol sie einjährig ist und nicht mit Hilfe vegetativer Organe zu überwintern vermag, dennoch alljährlich in oft ungeheuern Mengen weiblicher Individuen auf. Es muss somit angenommen werden, dass in den angegebenen Ländern eine parthenogenetische Weiterentwicklung der weiblichen Organe stattfindet. Aus dem südlichen Frankreich, aus Siebenbürgen und vom Kaspischen Meere sind normale männliche Pflanzen der diöcischen *Chara crinita* bekannt.

Der Beginn der Keimung macht sich in der Zygote dadurch bemerklich, dass an ihrem oberen, dem ehemaligen Krönchen entsprechenden Ende eine Scheidewand auftritt, welche die Hauptmasse des Plasmas absondert von einer kleineren Portion im Scheitel der Frucht. Diese kleinere Zelle sprengt heranwachsend die Fruchtschale der Zygote am Gipfel in fünf den ehemaligen Hüllschläuchen entsprechende Lappen auseinander. Dann theilt sie sich selbst durch eine Wand, welche die Längsachse der Zygote in sich aufnimmt, in zwei nebeneinander liegende Zellen. Die eine dieser Zellen entwickelt sich zur Primärwurzel (Fig. 13 VIII p), die andere zur Vorkeimspitze, während die reservestoffreiche Fusszelle, welcher beide aufsitzen, die Fruchtschale, welche ganz von ihr ausgefüllt wird, niemals verlässt.

Die einzellige Vorkeimspitze theilt sich zunächst in zwei Zellen (Fig. 13 VIII a

1) BRAUN, Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. (Abhandl. d. Berlin. Akad. phys. Cl. 1856, p. 337.)

und b), deren obere (a) zu einem 2—6 zelligen Faden auswächst. Mit dem Uebergang dieser Zellen in Dauerzellen wird dem weiteren Längenwachsthum der Vorkeimspitze ein Ende gesetzt. Die untere Zelle (b) theilt sich in zwei Tochterzellen, von denen die untere sich nicht weiter theilt und zu einem langgestreckten hyalinen Faden auswächst. Von der andern wird ein schmales oberes und ebenso das untere Ende als selbständige Zellen (s und w) abgetrennt und von diesen beiden flachen Zellen gehen ähnlich wie in den Knoten der unbegrenzt wachsenden Characeenstämme die weiteren Bildungen am Vorkeim aus. Die untere dieser beiden Zellen (Fig. 13 VIII und IX w) fungirt als Wurzel-erzeugender Knoten, die obere verhält sich wie ein normaler Stengelknoten und theilt sich in eine Anzahl peripherischer Zellen, von denen zwei Knotenzellen eingeschlossen werden (Fig. 13 X). Die zuerst angelegte peripherische Zelle des einzigen Stengelknotens des Characeen-Vorkeims wird zur Mutterzelle des Hauptstammes (Fig. 13 IX h), der hier also die Stelle eines Blattes einnimmt, während die Anlage seitlicher Langtriebe an den Stengelknoten der Hauptstämme nur unter der Form von Achselsprossbildung auftritt.

Neben der primären Wurzel des Vorkeims finden sich normal Wurzeln entwickelt aus den peripherischen Zellen des Vorkeim-Wurzelknotens, dessen Zelltheilungen in unregelmässiger Weise verlaufen, ohne sich an das Schema der Theilungsfolge in den Stengelknoten zu halten. Zu diesen regelmässig auftretenden Wurzelbildungen kommen noch andere hinzu, die fast regelmässig neben der Primärwurzel des Vorkeims entstehen und aus der Basis derselben ihren Ursprung nehmen. Und endlich können sich an beliebigen Stengelknoten, soweit sie von Erde bedeckt sind, accessorische Wurzeln entwickeln. Die Wurzeln sind einfache Zellfäden, denen die Gliederung in Internodial- und Knotenzellen abgeht. Ihre langgestreckten Zellen sind an beiden Enden erweitert und setzen sich mit breiten schräggestellten Endwänden derart aneinander, dass AL. BRAUN die so entstehenden Wurzelgelenke mit der Vereinigung zweier vorgestreckter in entgegengesetzter Richtung mit den Sohlen aneinanderstossender menschlicher Fusse verglichen hat. Bei dem Fehlen von Knotenzellen in der Wurzel gehen die Verzweigungen von diesen Gelenken aus und zwar nur aus dem der oberen Zelle angehörenden Gelenktheil. Hier aus dem Rücken der Fuss-förmigen Anschwellung sich bildend, stellen sie einseitig angeordnete Büschel von Wurzelhaaren dar.

Neben den regelmässig auftretenden, zum Aufbau der Characeenpflanze nothwendigen Gliedern müssen schliesslich noch zwei Formen accessorischer Sprossbildungen erwähnt werden, welche beide aus den Stengelknoten älterer überwinterter Pflanzen ihren Ursprung nehmen. Die einen entsprechen in ihrem ganzen Bau und ihrer Entwicklungsweise den Stengeln mit unbegrenztem Wachsthum, aus denen sie entspringen. Indessen entbehrt bei den Charen mit berindetem Stengel ihre Basis durch mangelhafte Ausbildung oder gänzliches Fehlschlagen der Rinde derselben theilweise oder vollständig, und diese Verzweigungen sind daher als »nacktfüssige Zweige« bezeichnet worden.

Die zweite Form der accessorischen Sprossbildungen wiederholt dagegen vollständig jene im Wachsthum begrenzten Sprosse, die unmittelbar aus der keimenden Zygote sich entwickelnd als »Vorkeim« bekannt sind. Dieser Uebereinstimmung wegen wird die zweite Form der accessorischen Sprosse »Zweigvorkeime« genannt. Wie die aus der Zygote direct entspringenden echten Vorkeime entwickeln sie seitlich einen unbegrenzt wachsenden Hauptstengel und indem diese

accessorischen Gebilde selbständig zu werden vermögen, bewirken sie eine ungeschlechtliche Vermehrung der Individuenzahl.

Specifisch ausgebildete ungeschlechtliche Fortflanzungszellen, die den Tetrasporen der Florideen oder den Zoosporen der Melanophyceen und der übrigen grünen Algen entsprächen, fehlen den Characeen gänzlich. Da durch dieses Verhältniss die Möglichkeit eines Generationswechsels ausgeschlossen wird, so ist der ganze Entwicklungsgang der Characeen ein sehr einfacher: aus der durch geschlechtliche Befruchtung entstandenen Zygote entwickelt sich ein neues Individuum, bestehend 1. aus einem sterilen Kurztrieb — dem Vorkeim — und 2. dem als Seitenast des Vorkeims entstehenden Hauptstengel mit unbegrenztem Wachsthum, der wieder Geschlechtsorgane trägt.

In Bezug auf die hohe Ausbildung der complicirt gebauten Geschlechtsorgane stehen die Characeen unter den Thallophyten einzig da. Namentlich die Gestalt der Spermatozoiden in Verbindung mit der charakteristischen Gliederung der Pflanze in Stengel und seitliche Kurztriebe scheint den Characeen im natürlichen System eine Stellung jenseits der Grenzen der Thallophyten anweisen zu wollen und COHN hält auch noch neuerdings daran fest, sie als unterste Ordnung zu den Bryophyten zu stellen. Wenn man indessen vor die Alternative gestellt wird, die Characeen entweder den Thallophyten oder den Archegoniaten einzureihen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie mit den Archegoniaten ausser der Form der Spermatozoiden schlechterdings nichts gemeinsam haben und dass sie unter den Archegoniaten noch isolirter dastehen würden als unter den Thallophyten. Denn von den beiden charakteristischen Momenten, die keiner Archegoniate fehlen, zeigen die Characeen weder den regelmässigen Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generationen, noch auch die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsorgane als Archegonien. Nur bei oberflächlicher Betrachtung der entwickelten Eiknospe ist eine Vergleichung derselben mit den Archegonien möglich auf Grund ihrer Vielzelligkeit und des eigenthümlichen Aufreissens vor der Befruchtung. Das Characeen-Oogonium ist aber thatsächlich ursprünglich ein einzelliges Organ wie andere Chlorophyceen-Oogonien auch und unterscheidet sich von jenen nur dadurch, dass es von Hüllfäden regelmässig umwachsen wird. In unregelmässigerer Weise und erst nach erfolgter Befruchtung vollzieht sich auch bei *Coleochaete* der Berindungsprozess des Oogoniums (vergl. pag. 251). —

Für die Physiologie der Zelle sind die Characeen insofern von hohem Interesse geworden, als an ihnen zuerst die Rotation des Protoplasma 1772 von BONAVENTURA CORTI entdeckt wurde. Das Vorkommen der Plasmabewegung in fast sämmtlichen Zellen und die Gesetzmässigkeit der Stromrichtung innerhalb der verschiedenen Zellen ist später von AL. BRAUN für die ganze Pflanze auf das Genaueste festgestellt worden.

AL. BRAUN, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen (Monatsber. der Berliner Akad. 1852 und 1853.) — PRINGSHEIM, Ueber die Vorkeime und die nacktfüssigen Zweige der Charen. (PRINGSHEIM, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. III.) — DE BARY, Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Charen. (Monatsber. der Berlin. Akad. 1871.) — DE BARY Zur Keimungsgeschichte der Charen. (Bot. Zeit. 1875.) — BRAUN, Die Characeen (in COHN's Kryptogamen-Flora v. Schlesien).

2. Ordnung: Confervoideen.

Als Confervoideen werden alle grünen Algen zusammengefasst, bei denen der mehrzellige Thallus in fadenförmiger oder flächenförmiger Entwicklung auf-

tritt. Seine Ausbildung als Zellfläche beschränkt sich im Wesentlichen auf die Familie der Ulvaceen und kommt daneben nur noch bei manchen *Coleochaete*-Species vor. Die Angehörigen der Confervoideen lassen sich nach der verschieden weit gehenden Differenzirung ihrer Gameten in zwei grosse Gruppen theilen. Bei den einen sind die Gameten als ruhende Eier und schwärmende Spermatozoiden entwickelt und die Familien der Coleochaeteen, Oedogoniaceen und Sphaeropleaceen lassen sich darauf hin als oogame Confervoideen zusammenfassen. Die übrigen Familien (Ulothricheen, Cladophoraceen, Chaetophoreen und Ulvaceen) lassen sich — in entsprechender Weise als isogame Confervoideen zusammengefasst — jenen gegenüberstellen: bei ihnen treten die Gameten als gleichgestaltete Planogameten auf. Während aber bei den oogamen Confervoideen der Befruchtungsprocess für alle Gattungen bekannt ist, lässt sich für die isogamen Confervoideen nicht das Gleiche sagen. Neben Gattungen wie *Ulothrix*, *Chroolepus*, *Cladophora*, *Ulva* und *Monostroma* mit Planogameten-Copulation sind der letzteren Abtheilung auf Grund des Thallusbaues auch solche Gattungen eingereiht worden, bei denen ein gleicher Befruchtungsprozess wahrscheinlich, aber noch nicht nachgewiesen worden ist und bei denen zum Theil wenigstens die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass sie einer geschlechtlichen Fortpflanzung ganz entbehren. — Die Bildung von *Protococcus*- und *Palmella*-Zuständen ist bei den Confervoideen eine besonders häufige Erscheinung.

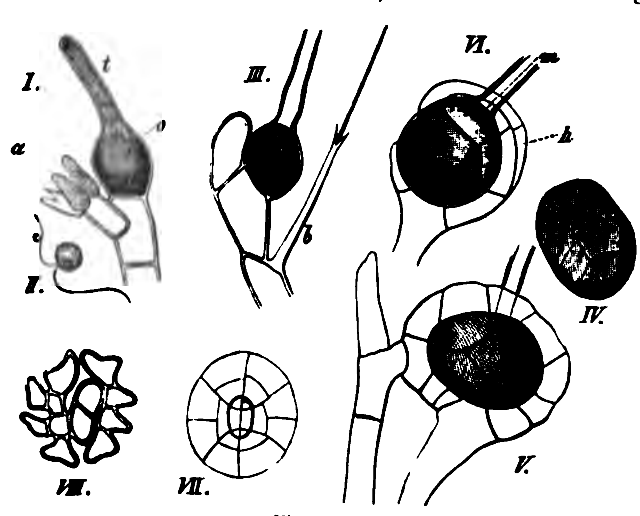
a) Oogame Confervoideen.

Bei den oogamen Confervoideen, deren Vorkommen auf das süsse Wasser beschränkt ist, ist ungeschlechtliche Vermehrung nur bei *Sphaeroplea* unbekannt. Sonst finden sich zwischen zwei Geschlechtsgenerationen eine oder mehrere ungeschlechtliche Generationen eingeschoben. Auf eine Reihe von ungeschlechtlichen Generationen folgt eine Geschlechtsgeneration, welche mit der Zygotenbildung den Entwicklungsgang des Generationscyclus abschliesst. Die Zygote überwintert und eröffnet im nächsten Frühling mit der Entwicklung von 4—10 Zoosporen, die zu geschlechtslosen Pflänzchen heranwachsen, einen neuen Generationscyclus. Nur bei den Coleochaeteen wird die Ausbildung der Zoosporen in der Zygote von einer Fächerung der letzteren durch feste Membranen begleitet, welche die Zygote in ein parenchymatisches Zellgewebe verwandeln. Im Einzelnen zeigen die drei hierher gehörigen Familien wesentliche Unterschiede sowohl in vegetativer Beziehung wie auch rücksichtlich der Geschlechtsorgane.

1. Familie: Coleochaeteen.

Die Arten der Gattung *Coleochaete* wachsen als winzige, meist mehr oder weniger regelmässig runde Scheiben oder Polster auf untergetauchten Pflanzentheilen. Sobald die aus der Zygote entwickelten Schwärmzellen zur Ruhe gekommen sind, theilen sie sich einmal und wachsen dann je nach dem verschiedenen Bau des Thallus bei den verschiedenen Species in mannigfacher Weise weiter. Bei *C. soluta* wachsen die beiden Zellen des Keimlings zu verzweigten Fäden mit terminalem Wachsthum aus, welche im Halbkreise herumwachsend die beiden ersten Zellen des Keimlings ringförmig umschliessen Fig. 14 VIII). Die weitere Verzweigung dieser Fäden erfolgt in der Weise, dass die Scheitelzelle wiederholt gabelförmig auswächst und jeder Gabelast zur Scheitelzelle eines neuen Astes wird. Aus diesen vom ursprünglichen Centrum des Keimlings aus radial auf dem Substrat sich ausbreitenden, dicht nebeneinander

gelagerten Zellfäden entsteht ein scheibenförmiger Thallus. Bei *C. scutata* besteht der Keimling von Anfang an nicht aus zwei nebeneinander liegenden, sondern aus zwei übereinander liegenden Zellen, von denen die obere ungetheilt zur Dauerzelle wird, während die untere zu einer regelmässig concentrisch wachsenden Scheibe sich entwickelt (Fig. 14 VII), deren Mittelpunkt von jener ersteren ihr aufsitzenden Zelle bedeckt wird. Wenn auch diese Scheibe thatsächlich niemals aus gesonderten Zellfäden sich zusammensetzt oder sich später in solche auflöst, so entsprechen doch die Zelltheilungsprozesse in ihr völlig denjenigen in dem aus einzelnen Fäden bestehenden Thallus der *C. soluta*: die radiale Anordnung der Zellreihen, das terminale Wachsthum derselben, die Vermehrung der radialen Zellreihen durch die der Gabelspaltung der Scheitelzellen von *C. soluta* entsprechende Zweitheilung der randständigen Scheitelzellen zeigen die vollständige Uebereinstimmung in der Entwicklung beider Thallusformen, sobald sie über das erste Keimungsstadium hinaus sind. Einen dritten Typus repräsentirt *C. pulvinata*, bei welcher aus einer scheibenförmig kriechenden Platte von der Form der *C. soluta* zahlreiche aufrechte Zellfäden sich erheben, welche ein lockeres rundliches Polster bilden. Die Verästelung der Zellfäden findet hier aber niemals aus der Scheitelzelle, sondern stets aus Segmentzellen statt.



(B. 205.) Fig. 14.
Coleochaete. I fertiler Ast von *C. pulvinata*, o Oogonium mit trichogynartigem Schnabel t, a Antheridium (350). — II Spermatozoid. — III geöffnetes Oogonium mit Ei, das Plasma des Schnabels zu Grunde gegangen, b Borstenhaar (350). — IV Ueberwinterte Zygote von der Berindung befreit und durch feste Membranen gefächert (280). — V Oogonium mit Zygote vollständig berindet (280). — VI Oogonium mit Zygoteim Beginn der Berindung durch Hüllfäden h (280). — VII Keimpflanze von *C. scutata* (250). — VIII Keimpflanze von *C. soluta* (250). (Nach PRINGSHEIM.)

Alle Zellen der Coleochaeten, auch die Scheitelzellen, vermögen im Alter eigenthümliche Borstenbildungen zu erzeugen, denen die ganze Gattung ihren Namen verdankt. Die Borsten (Fig. 14 III b) sind zarte aber solide Cellulosefäden, in welche sich das Zelllumen nicht fortsetzt und die an ihrer Basis von einer weiteren Scheide umgeben sind. Diese Scheide besteht wahrscheinlich aus den gesprengten äusseren Lamellen der Membran, während die innern Partieen derselben sich zu einem dünnen Borstenhaar gestreckt haben.

Die Bildung der zweiwimperigen Zoosporen kann in allen vegetativen Zellen der Pflanzen vor sich gehen und zwar in der Weise, dass jede Zelle eine Zoospore erzeugt, welche durch eine Oeffnung in der Membran ausschlüpft.

Die Geschlechtsorgane finden sich bei den einen Species (*C. pulvinata, divergens, soluta*) neben einander vorkommend, bei *C. scutata* dagegen ist ihre Ausbildung auf verschiedene Individuen vertheilt. Auch in der Stellung der Geschlechtsorgane zeigen sich Differenzen zwischen den einzelnen Species. Bei

C. pulvinata und *C. divergens* werden die Endzellen der aufsteigenden Fäden zu Oogonien; bei den Species mit scheibenförmigem Thallus entstehen dagegen die Oogonien nicht aus den Scheitelzellen, sondern in der Continuität der Fäden, wobei sie entweder einen einzigen Kreis auf dem Thallus bilden oder in mehreren ungefähr concentrischen Kreisen angeordnet sein können.

Die Antheridien treten in der Gattung *Coleochaete* in zwei wesentlich verschiedenen Typen auf. Der eine wird vertreten durch die monöcische *C. scutata:* zum Zweck der Antheridienbildung theilen sich einzelne ältere Zellen der parenchymatischen Zellschicht durch zweifache Zweitheilung in vier Zellen, die so angeordnet sind, dass auch hier der Thallus einschichtig bleibt, und von denen jede ein Spermatozoid erzeugt. Diese aus vier Zellen bestehenden Antheridien sind zu grösseren Gruppen vereinigt, die auf eine kreisförmige Zone des Thallus vertheilt sind und bei grösserer Ausdehnung der Antheridiengruppen auch wol zu einem ununterbrochenen Gürtel zusammenfliessen können. — Bei den anderen Coleochaeten treten die Antheridien auf als kleine flaschenförmige Zellen, welche zu zweien oder dreien aus einzelnen vegetativen Zellen als kurze Seitenäste entstehen (Fig. 14 I a). Jede dieser Zellen entlässt ihren Inhalt als ein einziges fast farbloses Spermatozoid (Fig. 14 II) von kugeliger oder ovaler Gestalt, das an seinem vorderen Ende zwei lange Cilien trägt.

Diejenigen Zellen, welche zu Oogonien werden sollen, schwellen bauchig an und verlängern sich bei *C. pulvinata* (Fig. 14 I—VI), *soluta* und *divergens* in einen schmalen, fadenförmigen Fortsatz, der chlorophyllfrei bleibt. Zur Zeit der Empfängnissfähigkeit öffnet sich dieser letztere an der Spitze, sein Inhalt geht zu Grunde und der im unteren Abschnitt des Oogoniums verbleibende Theil des Protoplasma ballt sich zum Ei zusammen (Fig. 14 III). Durch den geöffneten Hals des Oogoniums dringen die Spermatozoiden bis zum Ei vor und befruchten dieses, worauf es sich mit Membran umgiebt und zur Zygote wird, die den Bauchtheil des Oogoniums vollständig ausfüllt. Sogleich nach der Befruchtung findet ein Auswachsen der Trägerzelle des Oogoniums zu einem Faden statt, der dem Oogonium sich fest anlegt (Fig. 14 III VI h). Derselbe stellt den ersten Anfang einer Berindung dar, die später das ganze Oogonium fest umschliesst und an deren Bildung bisweilen auch Aeste anderer Thallusfäden sich betheiligen (Fig. 14 V). Bei den *Coleochaete*-Species mit scheibenförmigem Thallus beschränkt sich die Berindung des Oogoniums nach der Befruchtung des Eies nur auf die Oberseite des Thallus, wogegen die Oogoniumzelle auf der Thallus-Unterseite freiliegend erhalten bleibt. Bei *C. orbicularis* und *C. irregularis* endlich bleibt auch die Rinde auf der Oberseite der Oogonien nur rudimentär, und bisweilen kann bei den beiden letztgenannten Species die Rindenbildung auch ganz wegfallen. Zugleich weichen beide Species und ebenso die auch schon durch ihre Antheridienbildung ausgezeichnete *C. scutata* von den übrigen *Coleochaete*-Species dadurch ab, dass auch die Schnabelbildung am Oogonium bei ihnen gänzlich unterdrückt ist.

Während die übrige Pflanze abstirbt, bräunen sich die Hüllfäden, welche das Oogonium umgeben, und in diesem Zustande überwintert die Zygote, eingeschlossen von dem Oogonium und dessen Berindungsschicht. Erst mit beginnendem Frühling gehen neue Wachsthumsprozesse in der Zygote vor sich. Sie theilt sich unter Volumenzunahme mehrfach und verwandelt sich in einen parenchymatischen Gewebekörper (Fig. 14 IV), während die gebräunten Zellen ihrer Rinde in unregelmässigen grösseren oder kleineren Complexen von der wachsenden Zygote abblättern.

Aus dem Gewebekörper, welcher aus der Zygote gebildet wird, schlüpft später der Inhalt jeder Zelle unter der Form einer Zoospore aus, welche in ihrem Aeusseren völlig den vom ausgebildeten *Coleochaete*-Thallus erzeugten Zoosporen entspricht und in gleicher Weise wie jene zu einem neuen Thallus auswächst.

Die Gattung *Coleochaete* ist trotz ihres geringen Umfanges eine der wichtigsten für die Deutung der Verwandtschaftsverhältnisse der niederen Pflanzen, insofern als sie in ihrer Entwicklungsgeschichte manche charakteristische Momente zeigt, welche sie als Bindeglied zwischen Familien erscheinen lassen, deren verwandtschaftliche Beziehungen ohne das Vorhandensein des *Coleochaete*-Typus schwer erkennbar sind.

Mit den Characeen stimmt *Coleochaete* überein in der Form, in welcher die Zygote überwintert; die Berindung des die Zygote umschliessenden Oogoniums entsteht indessen bei den Characeen schon vor der Befruchtung, bei *Coleochaete* wird die Entwicklung der Hüllfäden dagegen erst durch die Befruchtung angeregt. — Auf die Aehnlichkeit, die manche *Coleochaete*-Species in der Differenzirung des Oogoniums in einen Bauch- und einen Halstheil und in dem Zugrundegehen des Plasmas im Halstheil mit den gleichen Vorgängen im Archegonium der Muscineen und Pteridophyten zeigen, ist schon (pag. 237) hingewiesen worden.

Am wichtigsten ist *Coleochaete* dadurch geworden, dass man nicht nur den eigenthümlichen Prozess der Carposporenbildung der Florideen durch die Entwicklungsvorgänge von *Coleochaete* zu deuten und auf die letzteren zurückzuführen versucht hat, sondern auch auf Grund dieser Deutung durch Vermittelung von *Coleochaete* den Anschluss der Florideen an die eigentlichen Algen annehmen zu dürfen geglaubt hat. Man ist sogar im Eifer soweit gegangen, in Verkennung der fundamentalen Principien der natürlichen Systematik der Organismen die Coleochaeten ganz von der übrigen Chlorophyceen zu trennen und mit den Florideen zu der Gruppe der Carposporeen zu vereinigen. Gegenüber diesen Versuchen ist zu bemerken, dass wir in dem Habitus und der Färbung der Coleochaeten, in ihrem Thallusbau, in der Aufeinanderfolge einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen, die mit einer Geschlechtsgeneration abschliesst, in ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung vermittelst Zoosporen, in der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Zygoten, die aus der Copulation membranloser Gameten hervorgehen, in der Erzeugung von Zoosporen seitens der überwinterten Zygote lauter Momente haben, welche bei der Mehrzahl der Confervoideen identisch wiederkehren, sich auch bei anderen Chlorophyceen finden und kategorisch die Belassung der Coleochaeten in dem Rahmen der Chlorophyceen fordern. — Nur in zwei Punkten weichen die Coleochaeten von den anderen oogamen Confervoideen ab: 1. in der nachträglichen Umhüllung des Oogoniums, die bei manchen Species aber fast ganz fehlt, und — wenn auch schon vor der Befruchtung — auch bei den Characeen vorkommt; 2. in der Fächerung der Zygote durch feste Membranwände vor der Entwicklung der Zoosporen. Da der letztere Prozess bei zahlreichen andern Zygoten ohne Fächerung, im übrigen aber völlig in derselben Weise wie bei *Coleochaete* erfolgt, so erscheint die Membranbildung bei *Coleochaete* nur als eine unbedeutende Abweichung den übrigen Chlorophyceen gegenüber. Gerade diese Abweichung aber hat die Handhabe für eine Vergleichung der Carposporenbildung der Florideen mit der Zygotenbildung von *Coleochaete* geboten, indem man die Verwandlung der *Coleochaete*-Zygote in einen parenchymatischen Gewebekörper der Bildung des Gewebekörpers, der aus dem Carpogon der Florideen hervorgeht, parallel setzte. Während die Nucleusbildung der Florideen eine unmittelbare Folge des Befruchtungsactes ist, erweist sich die Fächerung und die Zoosporen-Entwicklung der *Coleochaete*-Zygote aus der Vergleichung mit dem Verhalten anderer Zygoten lediglich als ein Keimungsprozess.

Wenn man die Ruhezeit, welche zwischen dem Befruchtungsact und der Keimung der *Coleochaete*-Zygote eingeschaltet ist, eliminirt, so ist es allerdings möglich, die Veränderung des Florideen-Carpogons nach der Befruchtung, seine Entwicklung zum Nucleus und die Anlegung der Carposporen in demselben mit den Vorgängen zu vergleichen, welche bei gewissen Chlorophyceen zwischen dem Befruchtungsact und der Entwicklung mehrerer Keimlinge aus der Zygote sich abspielen. Man kann so das befruchtete Carpogon der Florideen mit dem befruchteten Ei (der Zygote) von *Coleochaete* vergleichen; man kann die Nucleusbildung der Florideen der parenchymatischen Fächerung innerhalb der *Coleochaete*-Zygote parallel setzen; man kann endlich den Prozess der Carposporen-Bildung als eine Wiederholung der Zoosporen-Bildung in den Zygotenfächern von

Coleochaete betrachten. Diese Vergleichung mag zulässig erscheinen, wenn es sich darum handelt, den eigenthümlichen Prozess der Cystocarpbildung der Florideen in eine Reihe von Vorgängen aufzulösen, die bei den Chlorophyceen nichts abnormes für unsere Anschauungsweise zeigen. Aber diese Vergleichungen und Deutungen sind nicht im Stande, die Florideen den Algen und speciell den Chlorophyceen systematisch näher zu bringen. Zwar ist nicht verfehlt worden, für die Uebereinstimmung zwischen *Coleochaete* und den Florideen die Berindung, welche das Oogonium der Coleochaeten durch Hüllfäden erfährt, sowie die Aehnlichkeit der Antheridien von *C. pulvinata* mit denen gewisser Florideen anzuführen. Die letztere aber ist ebenso wie die Trichogyne-artige Verlängerung mancher *Coleochaete*-Oogonien rein habitueller Natur und der Unterschiede zwischen Florideen und *Coleochaete* giebt es zu viele und gewichtige, um aus jenen hypothetischen Beziehungen, welche nach der obigen Deutung zwischen der Carposporenbildung der Florideen nnd der Fächerung der *Coleochaete*-Zygote bestehen, auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen beiden Gruppen schliessen zu können. Der Bedeutungslosigkeit der Trichogyne-artigen Verlängerung des Coleochaeten-Oogoniums, die sich auch in dem gänzlichen Fehlen des Oogonium-Schnabels bei *Coleochaete scutata, orbicularis* und *irregularis* ausspricht, steht die fundamentale Wichtigkeit der Florideen-Trichogyne gegenüber; bei den Coleochaeten sind die männlichen Sexualzellen membranlose Schwärmzellen, bei den Florideen membranumhüllte bewegungslose Zellen; bei den Coleochaeten treten die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen als nackte Schwärmzellen auf, bei den Florideen haben wir die charakteristische Ausbildung der entsprechenden Zellen als unbewegliche »Tetrasporen«, die bei keiner Chlorophycee sich finden und unter den Algen überhaupt nur bei den Dictyotaceen wiederkehren — wenn anders man die Dictyotaceen zu den Algen im engeren Sinne rechnen will. Und die habituelle Uebereinstimmung in der Form der Antheridien von *Coleochaete* und etwa der Florideenfamilie der Callithamnieen oder von *Dudresnaya* wird reichlich aufgewogen durch den scharfen habituellen Gegensatz, der in der Färbung zwischen den Florideen einerseits und den Chlorophyceen andrerseits besteht.

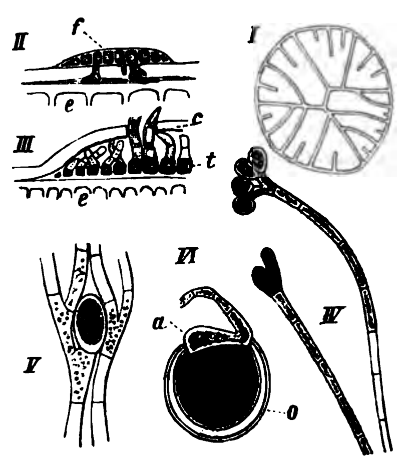


Fig. 15. (B. 206.)

Mycoidea parasitica CUNNINGH. I Junger Thallus von der Oberfläche eines *Camellia*-Blattes (480). — II oberflächliche Thallusscheibe im Längsschnitt (f) entsendet von der Unterseite Zelläste um unter der Cuticula des *Camellia*-Blattes einen secundären Thallus zu erzeugen. e Epidermiszellen von *Camellia* (320) — III subcuticularer secundärer Thallus (t) auf der Oberseite Zellfäden entwickelnd, welche durch die abgehobene Cuticula (c) nach aussen hervorbrechen (100). — IV über die Cuticula vortretende Fadenäste, welche an der Spitze Sporangien erzeugen (480). — V Stück eines subcuticularen Thallus mit Oogonium (180). — VI Antheridium (a) mit dem Oogonium (o) verwachsen (480). — Nach CUNNINGHAM.

An *Coleochaete* schliesst sich die in mancher Hinsicht sehr eigenthümliche *Mycoidea parasitica* an, die in Calcutta auf *Camellia*-Blättern lebend beobachtet worden ist. *Mycoidea* ist eine endophytisch lebende Coleochaetee welche, trotzdem sie eigener Assimilation fähig ist, im Gegensatz zu anderen Endophyten ihre Wirthspflanze schwer schädigt. Aus den zweiwimperigen Zoosporen entwickeln sich auf der Oberfläche der Blätter flache Zellscheiben (Fig. 15 I) von *Coleochaete*-artigem Habitus mit radial verlaufenden Aesten, die fest mit einander verbunden sind und mit randständigen Scheitelzellen wachsen. An diesen primären Scheiben wachsen einzelne Zellen an der unteren Fläche der Scheibe aus (Fig. 15 II). Die so entstehenden Fäden perforiren die Cuticula des *Camellia*-Blattes und breiten sich unterhalb derselben weiter wachsend zu secundären Thallusscheiben aus, deren radial verlaufende Aeste lockerer als an den primären Scheiben zusammenhängen. Diese secundären Scheiben entwickeln auf ihrer oberen

Seite isolirte einreihige Zellfäden (Fig. 15 III), welche die Cuticula zunächst emporheben, später sie durchbrechen und büschelweise über die Blattoberfläche hervortreten. An ihrem Gipfel entwickelt sich die kopfartig anschwellende Scheitelzelle und kurze Seitenzweige zu Sporangien (Fig. 15 IV), welche zweiwimperige Zoosporen erzeugen. Während der Regenzeit vermehrt sich der subcuticulare Thallus direct durch neue subcuticulare Sprossungen, oder durch die Zoosporen, die zunächst wieder zur Bildung oberflächlicher Thallusscheiben führen. Die Färbung des Thallus wechselt in dieser Zeit nach dem Feuchtigkeitsgrade der Luft. Die primären Scheiben sind anfangs grün, werden aber bei steigender Trockenheit vor dem gänzlichen Absterben gelb- bis rothbraun, während die gewöhnlich grünen subcuticularen Thallusscheiben erst bei hochgradiger Trockenheit die braunrothe Farbe annehmen. Die von den letzteren ausgehenden in die Luft hinausragenden der Zellfäden zeigen immer bräunlichrothe Färbung. Erst wenn nach Beendigung der Regenzeit die Trockenheit constant wird, hört die ungeschlechtliche Fortpflanzung auf und es entwickeln sich an den nunmehr braunrothen subcuticularen Scheiben Geschlechtsorgane. Scheitelzellen einzelner Aeste werden zu Oogonien (Fig. 15 V) während die Nachbaräste weiter wachsen. Von der Unterseite der Scheibe entwickeln sich dünne Antheridienäste, welche ihre Endzelle einem Oogonium anpressen und mit diesem verwachsen (Fig. 15 VI). Der Befruchtungsact selbst ist noch nicht sicher beobachtet worden; in Betreff der Deutung der Verwachsung von Antheridium und Oogonium vergl. den Abschnitt am Schluss der Darstellung der Conjugaten. Nachdem die Zygote sich mit Membran umhüllt hat, wird das Oogonium häufig von einem losen Zweiggewirr umwachsen, das eine lockere Berindung um dasselbe bildet. Nach längerer Ruhezeit entwickeln sich nach dem Zugrundegehen der Cuticula des *Camellia*-Blattes und nach wieder eintretender Benetzung aus den Zygoten eine Anzahl von Zoosporen, welche sich im Weiteren wie die ungeschlechtlich erzeugten Zoosporen verhalten. Eine Fächerung der Zygote durch feste Membranen wird nicht erwähnt.

PRINGSHEIM, Beitr. z. Morph. u. Syst. d. Algen. III. Die Coleochaeten. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II). — CUNNINGHAM, On Mycoidea parasitica, a new Genus of parasitic Algae and the part which it plays in the formation of certain Lichens (Transactions of the Linnean Soc. ser. 2 Vol. I. 1880).

2. Familie: Die Oedogoniaceen.

Die Oedogoniaceen sind fadenförmige Algen mit sehr eigenthümlicher Theilungsweise ihrer Zellen, welche die Angehörigen der Familie auch im sterilen Zustande sofort als solche erkennen lässt. Die der Zweitheilung der Zellen vorhergehende Verlängerung erfolgt bei ihnen nicht unter gleichmässigem Wachsthum aller Partieen der Zellmembran, sondern dadurch, dass am oberen Ende der Zelle die Membran durch einen kreisförmigen Riss in einen unteren grösseren und einen oberen kürzeren Abschnitt zersprengt wird (Fig. 16 I). Die Lücke zwischen den beiden sich von einander entfernenden Hälften wird sofort verschlossen durch ein anfangs äusserst elastisches Membranstück (m), das sich zwischen beide Membranhälften einschiebt. Dasselbe geht aus einem ringförmigen Cellulosewulst (c) hervor, der schon vorher auf der Innenseite der noch nicht gesprengten Membran an der Stelle des künftigen Risses abgelagert wurde. Die Lage der Scheidewand, welche sich zwischen beiden Tochterzellen bildet, ist derart, dass die Seitenwände der oberen Tochterzelle von dem intercalirten Membranstücke gebildet werden, während die untere Tochterzelle von der alten Membran eingeschlossen bleibt. Indem die Stellen, wo die alten Membranstücke

an den intercalirten cylindrischen Membrantheil angrenzen, als kappenförmig vorspringende Ränder auch späterhin kenntlich (a, b) bleiben, erzeugen sie den sehr charakteristischen Habitus der *Oedogonium*-Fäden.

In der Gattung *Oedogonium* ist der Thallus unverzweigt und nur ausnahmsweise ist die Endzelle eines Fadens zu einer hyalinen borstenförmigen Spitze verlängert. In den verzweigten Fäden von *Bulbochaete* (Fig 16 II) dagegen wächst die Endzelle eines jeden Astes in eine lange Borste (b) aus, die mit zwiebelförmig angeschwollener Basis dem übrigen Zellfaden sich anschliesst. So lange die *Bulbochaete*-Pflanze noch unverzweigt ist, geht ihr Wachsthum derart vor sich, dass nur die basale Zelle des Thallus sich wiederholt theilt. Es wird auf diese Weise das obere Ende des Zellfadens, die älteren sich nicht mehr theilenden Tochterzellen enthaltend, von dem an der Basis der Pflanze thätigen Vegetationspunkt vorwärts geschoben. Die Verzweigung des *Bulbochaete*-Fadens erfolgt in der Weise, dass in einzelnen Zellen im oberen Theil des Fadens der Zelltheilungsprozess später aufs Neue beginnt: aber die dadurch bedingte Zellvermehrung kommt nicht mehr der Verlängerung des bisherigens Zellfadens zu Gute, sondern seiner Verzweigung. Nachdem die Zweitheilung einer Zelle erfolgt ist, schiebt die untere Tochterzelle ihre obere Schwesterzelle nach Sprengung der Mutterzellen-Membran als seitlichen Ast des Zellfadens hervor (Fig. 16 II z_1 und z_2). Weiterhin entwickeln sich die Aeste in derselben Weise durch Theilung der basalen Zelle, wie der Hauptspross es that, und auch in ihrer Verzweigung wiederholen sie die entsprechenden Vorgänge des Hauptsprosses.

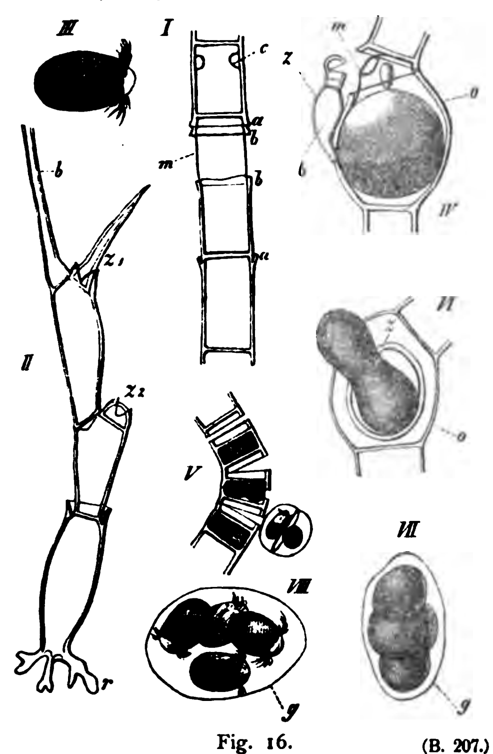


Fig. 16. (B. 207.)
I vegetativer Zellfaden von *Oedogonium spec.* (350). — II kleines Pflänzchen von *Bulbochaete setigera* mit beginnender Verzweigung z_1, z_2. b borstenförmig entwickelte Endzelle (250). — III Zoospore von *Oedogonium spec.* (350). — IV Oogonium von *Oedogonium ciliatum* (o) mit ansitzendem Zwergmännchen (z), Spermatozoid innerhalb des Oogoniums auf dem Empfängnissfleck des Eies (350). — V Spermatozoidenbildung im Antheridium. — VI Keimung der Zygote: das Plasma schlüpft aus (270). — VII—VIII das Plasma der Zygote theilt sich in 4 Zoosporen (270). — Nach PRINGSHEIM u. JURANYI.

Der Umfang der Generationscyklen, die mit einer Reihe ungeschlechtlicher Generationen anheben und mit einer Geschlechtsgeneration abschliessen, ist insofern von der Dauer der Vegetationsperiode unabhängig, als ein solcher Generationscyklus nicht eine ganze Vegetationsperiode auszufüllen braucht, sondern es können noch in derselben Vegetationsperiode mehrere Cyklen aufeinander folgen.

Die Zoosporen entstehen einzeln aus dem gesammten Inhalt der vegetativen Zellen und werden dadurch frei, dass die Membran der Mutterzelle ver-

mittelst eines Kreisrisses aufspringt. Die länglich runden Zoosporen (Fig. 16 III) sind dadurch ausgezeichnet, dass sie zahlreiche Cilien besitzen, welche kranzförmig um das hyaline Vorderende der Zoospore inserirt sind. In der Mutterzelle liegen sie derart, dass ihre Längsachse nicht mit der Längsachse des Zellfadens zusammenfällt, sondern ihr hyalines Vorderende liegt der Mitte der Seitenwand einer Zelle an.

Die Oogonien (Fig. 16 IV o), welche einzeln oder manchmal zu mehreren unmittelbar hintereinander in der Continuität der Zellfäden liegen, haben die Gestalt bauchig angeschwollener Zellen und erhalten ihre definitive Form bereits bei der Zelltheilung, durch welche die Oogoniumzelle angelegt wird. Zur Oogonium-Bildung wird immer nur die beim Zelltheilungsprozess entstehende obere Zelle verwendet und das aus dem Cellulosewulst hervorgehende intercalirte Membranstück erscheint unmittelbar nach seiner Entstehung schon nicht mehr cylindrisch wie bei der Bildung vegetativer Tochterzellen, sondern lässt bereits leicht angeschwollen die spätere kugelige Form des Oogoniums hervortreten.

Zur Zeit der Empfängnissfähigkeit öffnet sich das Oogonium, nachdem sich aus seinem Inhalt ein Ei gebildet hat. Im einfachsten Falle erfolgt (bei allen *Bulbochaete*-Species und einigen Oedogonien) die Oeffnung des Oogoniums vermittelst eines seitlichen Loches nach Auflösung eines runden Membranstückes. Bei anderen Oedogonien-Arten öffnen sich die Oogonien durch ringförmiges Aufreissen der Membran (Fig. 16 IV), wie es bei der Entlassung der Zoosporen oder bei der vegetativen Zelltheilung auftritt. Der obere Theil des Fadens klappt in Folge dessen ein wenig zurück, aber die dadurch entstehende Lücke wird sofort zum grössten Theil wieder ausgefüllt durch Einschaltung einer Membran, welche an ihrem am weitesten hervortretenden Theile eine runde Oeffnung zeigt (Fig. 16 IV m). Diese Membran — der Befruchtungsschlauch PRINGSHEIM's — entsteht aus einer schleimigen Substanz, welche bereits vor dem Aufreissen des Oogoniums an seinem oberen Ende sich aus seinem Inhalt abgeschieden hatte und deren nicht zur Membranbildung verbrauchter Rest sich wieder mit dem übrigen Inhalt des Oogoniums vereinigt, worauf sich dieser zur Bildung des Eies contrahirt.

Die Antheridien werden zum Theil bei *Oedogonium* gleichfalls in der Continuität des Fadens angelegt und zwar als besonders flache Zellen (Fig. 16 V), indem bei der Zweitheilung vegetativer Zellen die zum Antheridium werdende obere Zelle durch eine sehr hoch in der Mutterzelle angelegte Scheidewand abgegrenzt wird. Dadurch, dass in beiden Tochterzellen sich der gleiche Prozess wiederholt, können bis gegen zwölf unmittelbar hintereinander liegende Antheridien gebildet werden. Bei *Oedogonium curvum* erzeugt jedes Antheridium nur ein Spermatozoid, sonst findet stets eine Zweitheilung der Antheridien statt und zwar durch einfache Fächerung der Zelle ohne das sonst bei den Oedogonieen stattfindende Aufreissen der Mutterzellmembran. Jedes der beiden Antheridienfächer erzeugt ein Spermatozoid. Die beiden Spermatozoiden liegen je nach der Richtung der Fächerungswand des Antheridiums in letzterem bald nebeneinander (Fig. 16 V) bald übereinander und werden durch das ringförmige Aufreissen des Antheridiums frei. In ihrer Gestalt entsprechen sie vollständig den ungeschlechtlichen Zoosporen, deren Cilienkranz sie gleichfalls tragen: nur sind sie kleiner und weniger (bisweilen gelblich) gefärbt als jene.

Diese einfachste Bildung der Spermatozoiden fehlt aber bei *Bulbochaete* gänzlich und ist auch bei *Oedogonium* nur bei einem kleinen Theil seiner

Species vorhanden: bei diesen letzteren Species können Antheridien und Oogonien auf demselben Faden vereinigt sein oder die Pflanzen sind entweder männlich oder weiblich.

Neben den monöcischen und diöcischen *Oedogonium*-Species tritt nämlich bei den übrigen *Oedogonium*-Species eine andere Vertheilung der Geschlechter auf und ebenso in der ganzen Gattung *Bulbochaete*, welche nur solche Species enthält, die PRINGSHEIM als »gynandrosporische« Species bezeichnet. Bei diesen giebt es gleichfalls rein männliche Pflanzen — aber insofern keine rein weibliche Individuen, als die männlichen Pflanzen, die ihrer Kleinheit halber bei den gynandrosporischen Species »Zwergmännchen« genannt werden, stets zugleich von den Oogonien-bildenden weiblichen Pflanzen erzeugt werden[1]).

Zu dem Zweck entwickelt die Oogonien-bildende Pflanze aus kurzen Antheridien-ähnlichen Zellen je eine Zoospore, welche in Grösse und Färbung genau die Mitte hält zwischen den geschlechtslosen Zoosporen und den Spermatozoiden, mit denen sie in ihrer Form sonst vollständig übereinstimmen. Diese Zoosporen werden, weil sie nur männliche Pflänzchen, »Androsporen« genannt, erzeugen; sie schwärmen eine Zeit lang umher und setzen sich dann auf den Oogonien oder in deren nächster Nähe bisweilen in grösster Menge fest, um hier zu je einem Zwergmännchen auszuwachsen (Fig. 16 IV z). Die Zwergmännchen stellen einen wenigzelligen Faden dar, in welchem die vegetativen Zellen entweder ganz unterdrückt sind oder nur durch eine sterile Basalzelle repräsentirt werden (Fig. 16 IV b). Die wenigen anderen Zellen des Zwergmännchens stellen ebensoviele Antheridien dar, die sich in allen Punkten denen der monöcischen und diöcischen Species anschliessen.

Die Befruchtung der Eier erfolgt bei allen Oedogonieen in derselben Weise, mögen die Spermatozoiden aus den typischen Zellfäden herstammen oder aus Zwergmännchen hervorgegangen sein. Sobald ein Spermatozoid die Oeffnung des Oogoniums oder des Befruchtungsschlauches passirt hat, setzt dasselbe sich mit seiner Spitze an dem durch den Mangel an Chlorophyll gekennzeichneten Empfängnissfleck des Eies fest und dringt bald in dasselbe ein. Bei *Oedogonium diplandrum* zeigt das Ei vor der Befruchtung noch keinen Empfängnissfleck; erst in dem Augenblick, wo das Spermatozoid das Ei berührt, zieht sich die Chlorophyllmasse im Umkreis jener Stelle zurück, so dass hier an dem Ei erst unter dem Einfluss des Spermatozoids eine dem Empfängnissfleck anderer Eier analoge Bildung auftritt.

Nach der Befruchtung bildet sich um die Zygote eine Membran, die sich später oft stark verdickt und bei *Oedogonium echinospermum* stachelige Erhöhungen zeigt. Der Inhalt der Zygote nimmt gewöhnlich eine braune bis rothe Färbung an, die erst bei der Keimung allmählich wieder der Chlorophyllfärbung Platz macht.

Beim Keimungsprozess tritt der ganze Inhalt der Zygote von einer innersten gallertigen Membranschicht umhüllt aus den aufreissenden äusseren Membrantheilen hervor (Fig. 16 VI z). Bald theilt er sich in vier Primordialzellen (Fig. 16 VII, VIII), welche nach Auflösung der umhüllenden Gallertreste der Membran (g) als Zoosporen frei werden und zur Ruhe gekommen zu Anfangsgliedern neuer Generationscyklen heranwachsen.

PRINGSHEIM, Beiträge zur Morphol. u. System. d. Algen. I. Morphologie der Oedogonieen. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. I). — JURANYI, Beitr. z. Morph. der Oedogonien. (Ebenda Bd. IX.)

[1]) Nur bei *Oed. diplandrum* ist bisher constatirt worden, dass die Bildung der Androsporen und der Oogonien stets auf verschiedene Pflanzen vertheilt ist.

3. Familie: Sphaeropleaceen.

Die Familie der Sphaeropleaceen wird zur Zeit gebildet aus zwei Gattungen mit je einer Species, *Sphaeroplea annulina* und *Cylindrocapsa involuta*, von denen namentlich die letztere sich an die monöcischen Oedogonien anschliesst, wenn man von der Eigenthümlichkeit der vegetativen Zelltheilung bei diesen absieht.

Bei *Cylindrocapsa* besteht der Thallus aus einem in der Jugend festgewachsenen, später sich vom Substrat ablösenden Zellfaden, dessen ziemlich kurze Zellen von deutlich geschichteter Membran umgeben sind. Die Antheridien entstehen so, dass einzelne Zellen oder Gruppen benachbarter vegetativer Zellen ohne an Volumen zuzunehmen, sich wiederholt theilen. Die einzelnen Zellen des so gebildeten Antheridiums, deren Inhalt inzwischen eine orangerothe Färbung angenommen hat, erzeugen je zwei Spermatozoiden von spindelförmiger Gestalt, welche an ihrem vorderen Ende zwei Cilien tragen. Durch die vergallertenden Wände gelangen sie ins Wasser.

Zum Zweck der Oogonienbildung schwellen einzelne vegetative Zellen kugelförmig auf, so dass ein solcher Zellfaden jetzt im Habitus lebhaft an weibliche *Oedogonium*-Fäden erinnert. Während die Membran stark vergallertend und sich in Schichten spaltend eine erweiterte Hülle um den Zellinhalt herstellt, verwandelt sich der letztere zu einem einzigen Ei mit deutlichem Empfängnissfleck, das dadurch, dass sich in der vergallerteten Oogonium-Membran eine Oeffnung bildet, für die Spermatozoiden zugänglich wird.

Der Befruchtungsact selbst ist noch nicht beobachtet worden, doch unterliegt das Stattfinden eines solchen keinem Zweifel. Einzelne der Eier vermögen sofort zu keimen und dies sind wahrscheinlich solche, welche unbefruchtet geblieben sind und auf parthenogenetischem Wege sich weiter entwickeln; wogegen andere, wol die befruchteten, sich mit dicker Membran umhüllen, ihr Chlorophyll durch orangerothes Oel ersetzen und nunmehr als Zygote zu längerer Ruhezeit befähigt sind. Die Wahrscheinlichkeit des Sexualactes wird erhöht durch die Vergleichung mit *Sphaeroplea*, deren Entwicklungsgang völlig abgeschlossen bekannt ist, während über das weitere Schicksal der Zygote von *Cylindrocapsa* Beobachtungen nicht vorliegen.

Die Zellen der *Sphaeroplea*-Fäden sind lang cylindrisch und unter sämmtlichen anderen Algen ausgezeichnet durch eine sehr charakteristische Anordnung des Chlorophylls zu ringförmigen Zonen, welche mit grossen in axiler Reihe angeordneten Vacuolen alterniren. Wenn ein Faden zur Fructification sich anschickt, so verwandeln sich seine sämmtlichen Zellen, ohne ihre Gestalt zu verändern, in Geschlechtsorgane. In den einen, die als Antheridien fungiren, theilt sich der Inhalt in eine ausserordentlich grosse Anzahl langgestreckter Spermatozoiden. Wie die Antheridien von *Sphaeroplea* durch die Anzahl der gebildeten Spermatozoiden von den gleichen Organen bei den anderen oogamen Confervoideen unterschieden sind, so bilden sich auch in abweichender Weise die Eier in den Oogonien von *Sphaeroplea* in Mehrzahl aus, bald eine einfache Reihe in denselben darstellend, bald mehr oder weniger unregelmässig in ihnen verschoben.

Zur Zeit der Geschlechtsreife entstehen in der Membran der Antheridien und der Oogonien zahlreiche kleine Löcher, durch welche die Spermatozoiden aus den Antheridien heraus und in die Oogonien hinein bis an den Empfängnissfleck der Eier gelangen können. Nach der Befruchtung verwandeln sich die Eier in

Zygoten, die successive drei Membranen um sich bilden. Die erste wird bald abgeworfen; nach der Bildung der zweiten contrahirt sich der Plasmakörper der Zygote noch weiter, so dass im fertigen Zustand das von der zuletzt gebildeten Membran umhüllte, nunmehr rothgefärbte Plasma der Zygote frei innerhalb der zweiten Membran liegt, die unregelmässig eingefaltet erscheint.

Nachdem die Zygote überwintert hat, gehen aus ihr zwei bis acht zweiwimperige Zoosporen hervor, die schwimmend keimen und zu spindelförmiger Gestalt heranwachsen, indem gleichzeitig die rothe Färbung des Plasmas der normalen grünen Chlorophyllfärbung Platz macht. Aus ihnen gehen unter fortgesetzter Zelltheilung eben so viele an beiden Enden zugespitzte Zellfäden hervor, die dadurch noch besonders ausgezeichnet sind, dass beide Enden des Fadens gleichwerthig erscheinen und ein basales Ende, mit dem die Fäden irgendwie am Substrat sich anheften könnten, nicht differenzirt ist.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen ist für die Sphaeropleaceen noch nicht nachgewiesen.

COHN, Sur le développement et le mode de reproduction du Sphaeroplea annulina (Ann. Sc. nat. ser. 4. Tome III.) — CIENKOWSKI, Zur Morphologie der Ulothricheen (Bull. de l'Acad. Sciences de St. Pétersbourg. Tome XXI).

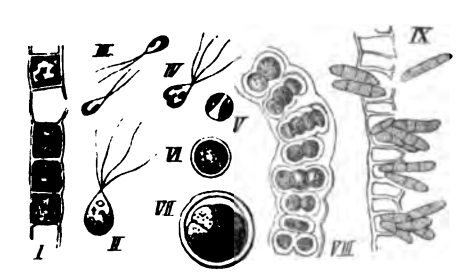
b) Isogame Confervoideen.

Wo bei den isogamen Confervoideen der Befruchtungsprozess nachgewiesen worden ist, besitzen die Planogameten zwei Cilien. Daneben finden sich bei zahlreichen Gattungen vierwimperige ungeschlechtliche Zoosporen. Wo nur zweiwimperige Schwärmzellen vorhanden sind, wie bei *Conferva*, lässt sich ohne Beobachtung des Befruchtungsactes nicht a priori sagen, ob dieselben Gameten oder Zoosporen sind. Die Mutterzellen aller Schwärmzellen sind den vegetativen Zellen gleichgestaltet.

Nach dem Bau des Thallus unterscheidet man gegenwärtig folgende Familien: a) Thallus: unverzweigte Zellfäden ohne Spitzenwachsthum: Ulothricheen; b) verzweigte Zellfäden mit fester Membran und Scheitelzellenwachsthum: Cladophoreen; c) verzweigte Zellfäden mit schlüpfriger Membran und gewöhnlich reichlicher Gallertbildung, das Scheitelzellenwachsthum nach haarförmiger Zuspitzung der Fadenenden früh abgeschlossen: Chaetophoreen; d) Thallus flächenförmig entwickelt, ein- oder zweischichtig; in letzterem Fall durch Auseinanderweichen der beiden Schichten bisweilen röhrenförmig: Ulvaceen.

4. Familie: Ulothricheen.

Der fadenförmige Thallus (Fig. 17 I), der mit rhizoidenartiger Verlängerung der basalen Zelle dem Substrat anhaftet, pflanzt sich bei *Ulothrix* während des Herbstes und Winters ungeschlechtlich vermittelst vierwimperiger Zoosporen (Fig. 17 II) fort, welche einzeln oder zu zweien (Fig. 17 I) oder zu vieren in den vegetativen Zellen entstehen. Nicht selten findet eine Unterdrückung des Schwärmzustandes bei diesen statt, so dass die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen bereits innerhalb der Mutterzelle keimen (Fig. 17 IX). Im Frühjahr erfolgt statt Zoosporen-Bildung die Entwicklung von 8, 16 oder mehr zweiwimperigen Planogameten. Aus der Copulation von zwei (Fig. 17 III) oder drei Gameten gehen Zygoten hervor, welche Anfangs noch die Farbstoffmassen der Gameten isolirt erkennen lassen (Fig. 17 V). Später verwischen sich die Grenzen und die Zygote geht in einen Ruhezustand über (Fig. 17 VI), welcher die heisse Sommer-



(B. 208.) Fig. 17.
Ulothrix. I Zellfaden mit Zoosporenbildung (250). — II vierwimperige Zoospore (400). — III zwei Planogameten (400). — IV dieselben während der Copulation (400). — V Zygote unmittelbar nach ihrer Entstehung mit getrennten Farbstoffmassen (400). — VI ältere Zygote im Ruhezustand (400). — VII Anlage der jungen Pflanzen in der keimenden Zygote unter der Form von Zoosporen (400). — VIII Palmella-Zustand von *Ulothrix* (250). — IX Zoosporen in ihren Mutterzellen keimend (250). (I—VII, VIII nach CIENKOWSKI, IX nach DODEL.)

zeit überdauert. Im Herbst beginnt die Zygote an Volumen langsam zuzunehmen und ihr Inhalt theilt sich simultan in 2—14 Zellen (Fig. 17 VII), deren Ausschlüpfen zwar nicht beobachtet worden ist, die aber den rothen Pigmentfleck, wie er bei Schwärmzellen weit verbreitet ist, zeigen. Es unterliegt nach Analogie der Keimung der Zygoten von *Oedogonium* und *Sphaeroplea* keinem Zweifel, dass die in der Zygote von *Ulothrix* gebildeten Zellen unter normalen Verhältnissen als vierwimperige Zoosporen die Zygote verlassen und zu neuen geschlechtslosen Pflänzchen auswachsen.

In derselben Weise wie die Zoosporen vermögen auch die Planogameten, wenn sie die Copulation verfehlt haben, sich direkt zu ungeschlechtlichen Individuen zu entwickeln.

DODEL, Ulothrix zonata. (PRINGSHEIM, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. X.) — CIENKOWSKI, Z. Morph. d. Ulothricheen (Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg. Tome XXI).

5. Familie: Cladophoreen.

Der Thallus der typischen Cladophoreen *(Cladophora, Chroolepus)* ist mehr oder minder reich verzweigt, ohne dass es aber zur Differenzirung von Lang- und Kurztrieben käme. Alle Verzweigungen wachsen mit einer Scheitelzelle, deren Segmente entweder ungetheilt bleiben *(Cl. rupestris)* oder häufiger weitere Theilungen erfahren. Astbildung erfolgt durch seitliches Auswachsen von Stammzellen an ihrem oberen Ende. — Bei *Cladophora* kommen zwei Formen von Schwärmzellen vor, die in grosser Anzahl durch simultane Theilung in vegetativen Zellen erzeugt werden. Die einen, grösseren, tragen vier Cilien und sind Zoosporen; die anderen, zweiwimperigen, sind bei mehreren marinen *Cladophora*-Species *(Cl. arcta, sericea)* als Planogameten nachgewiesen worden. Der gleiche Nachweis ist auch für die zweiwimperigen Schwärmzellen der an der Luft lebenden Gattung *Chroolepus* geführt worden. Ueber die abweichenden Färbungsverhältnisse der *Chroolepus*-Species ist schon oben (pag. 174) berichtet worden. Auf dem Auftreten des *Chr. Jolithus*, der mit seinen braunrothen verfilzten Thallusfäden Felsen überzieht, beruht die Bildung des sogen. »Veilchensteines«. —

Den eigentlichen Cladophoreen schliessen sich eine Anzahl abweichender mariner Formen an, deren Zugehörigkeit zu den Cladophoreen indessen bei dem vollständigen Mangel entwicklungsgeschichtlicher Daten zum Theil noch recht zweifelhaft ist. Am nächsten steht den Cladophoreen die durch ihren eigenthümlichen Habitus ausgezeichnete Gattung *Microdictyon.* Der Thallus ist dem Bau und der Entwicklung nach ein einfacher *Cladophora*-Thallus, aber seine sparrig abstehenden, in einer Ebene liegenden Verzweigungen verwachsen da, wo sie mit ihren Spitzen auf einen anderen Thallusast stossen, unlöslich mit diesem, indem sie zugleich ihr Wachsthum sistiren. Das Resultat ist die Bildung eines netzförmig durchbrochenen Thallus mit unregelmässig umschriebenen Maschen

— Auch der Thallus der Gattung *Anadyomene* verdankt einer ähnlichen Ursache seine flächenförmige Ausbildung. Die einzelnen *Cladophora*-artigen Zellen erzeugen auf ihrem oberen Ende eine grosse Anzahl dichtgedrängt stehender Aeste, die in einer Ebene liegen und fächerförmig von der Mutterzelle ausstrahlen. Schon bei ihrer Entstehung berühren sie sich seitlich und auch in ihrer weiteren Entwicklung bleiben sie ihrer ganzen Länge nach seitlich miteinander verbunden. Indem die grössern Astzellen sich in gleicher Weise verzweigen, entstehen lückenlos zusammenhängende Platten von scheinbar parenchymatischem Gefüge, die eine ausserordentlich zierliche, der Verzweigung der Thallusfäden entsprechende fächerförmige Aderung zeigen.

In der Geschichte der pflanzlichen Histologie haben die Cladophoreen in zwei verschiedenen Perioden eine wichtige Rolle gespielt: einmal durch die classischen Beobachtungen MOHL's über die Theilung der *Cladophora*-Zelle und dann in neuester Zeit durch den von SCHMITZ geführten Nachweis der Existenz zahlreicher »Zellkerne« in den Zellen dieser Algen.

ARESCHOUG, Observationes phycologicae II. (Acta Societ. Scient. Upsaliens. vol. IX. 1874.) — WILLE, Om Svaermcellerne og deres Copulation hos Trentepohlia [Chroolepus]. (Botaniska Notiser. 1878, 16. Dez.) — SCHMITZ, Beob. üb. die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. (Festschrift der naturf. Gesellschaft zu Halle. 1879.)

6. Familie: Chaetophoreen.

Die Membran der Süsswasser bewohnenden Chaetophoreen ist ausserordentlich schlüpfrig und bei *Chaetophora* selbst nimmt die Gallertbildung solche Dimensionen an, dass sie Polster von schleimiger bis lederiger Consitenz und fest umschriebenen Umrissen bildet, in denen die Thallusfäden eingebettet liegen. Der Thallus ist reich verzweigt und seine Astspitzen verwandeln sich durch Streckung der Zellen gewöhnlich in lange Haare. Während die Aeste in der Jugend mit einer terminalen Scheitelzelle wachsen, die indessen wegen zahlreicher intercalarer Theilungen in den Segmenten nicht sehr prononcirt auftritt, erhält der Ast nach Ausbildung seiner Spitze zum Haar einen intercalar gelegenen Vegetationspunkt: Die Rolle der ehemaligen Scheitelzelle fällt einer Fadenzelle an der Basis des Haares zu, so dass nunmehr der Thallus ein ähnlich trichothallisches Wachsthum zeigt, wie die Cutleriaceen oder Ectocarpeen unter den braunen Algen. Bei *Chaetophora* und *Stigeoclonium* stehen die Zweige zerstreut am Thallus; bei *Draparnaldia* sind sie in meist viergliederigen Wirteln an den durch tonnenförmige Ausbildung ihrer chlorophyllarmen Zellen ausgezeichneten Hauptästen des Thallus inserirt. Aus den Basalzellen der Wirteläste entwickeln sich die hyphenartigen Fäden, welche, dem Stamm festanliegend, die theilweise Berindung der *Draparnaldia*-Stämme zur Folge haben.

Ausser den gewöhnlich allein beobachteten Schwärmzellen mit vier Cilien giebt es nach Angaben von BRAUN und CIENKOWSKI auch kleinere Schwärmzellen mit zwei Wimpern, und wenn auch ein Copulationsprozess und Zygoten bisher noch nicht beobachtet worden sind, so darf aus dem Auftreten zweier verschiedener Schwärmzellformen nach der Analogie von *Ulothrix* und *Cladophora* doch gefolgert werden, dass jene ersteren vierwimperigen Zellen die Zoosporen, die selteneren zweiwimperigen die Planogameten sind.

Ausserdem kommen bei den Chaetophoreen ungeschlechtlich entstehende sogen. »Dauersporen« vor, über deren weiteres Schicksal Angaben nicht existiren. Sie entstehen in den noch lebhaft vegetirenden Zellen, vorzugsweise der Ast-

spitzen, gewöhnlich zu zweien oder vieren, seltener — bei *Draparnaldia* — einzeln Bei *Stigeoclonium* und *Chaetophora endiviaefolia* lösen sich bei der Ausdehnung, welche die Mutterzellen der Dauersporen erfahren, die Querwände der Zellfäden von den Längswänden ab, so dass die Dauersporen mit den isolirten Querwänden untermischt in einem Schlauch liegen, der aus einer Reihe ursprünglich gesonderter Zellen gebildet wurde. Wenn bei *Draparnaldia* nur eine Dauerspore in der Zelle gebildet wird, so bleibt sie manchmal in der Mutterzelle ruhig liegen, ohne dass eine Ablösung der Querwände des Fadens stattfindet. Gewöhnlich aber werden die Dauersporen von *Draparnaldia* ausgestossen und zwar als Schwärmzellen vom Bau der grossen Zoosporen; sie bewegen sich aber nur kürzere Zeit und energielos und werden dann zu ruhenden Dauerzellen. Der allmähliche Uebergang in dem Verhalten der verschiedenen Dauerzellen bei *Draparnaldia* lässt darauf schliessen, dass auch jene niemals beweglichen Dauersporen bei den Chaetophoreen ihrer Entstehung nach nichts anderes als modificirte Zoosporen sind.

PRINGSHEIM, Ueber die Dauerschwärmer des Wassernetzes und verwandte Bildungen (Monatsber. der Berl. Akad. 13. Dez. 1860.) — CIENKOWSKI, Ueber den Palmellen-Zustand v Stigeoclonium. (Bot. Zeit., 1876.) — CIENKOWSKI, Zur Morph. d. Ulothricheen. (Bull. de l'acad. imp. des Sc. de St. Petersbourg. 1876. vol. 21.) — BERTHOLD, Unters. über Verzweigung einiger Süsswasseralgen. (Nov. Acta d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturforsch., Bd. 40. 1878.

7. Familie: Ulvaceen.

Der meist sehr ansehnliche Thallus der Ulvaceen besteht aus einer einfachen *(Monostroma)* oder doppelten Zellschicht *(Ulva)*. Eine Scheitelzelle fehlt auch den jüngsten Entwicklungsstadien, indem sämmtliche Zellen gleichwerthig an den Theilungsprozess betheiligt sind. Nachdem in den jungen Pflanzen von *Ulva* der Thallus zweischichtig geworden ist, theilen sich die Zellen in beiden Schichten völlig selbständig weiter und zwar wie bei allen Ulvaceen nur senkrecht zur Thallusoberfläche. Bei manchen *Ulva*-Species weichen die beiden Zellschichten bisweilen schon frühe in der Mitte auseinander, so dass es zur Bildung röhrenförmiger Thallome kommt, auf die man früher die Gattung *Enteromorpha* gegründet hat. Von den basalen Thalluszellen der Ulvaceen wachsen alle oder der grösste Theil zu hyphenartigen Schläuchen aus, die sich unregelmässig verflechten und an der Basis den Durchmesser des Thallus bedeutend vergrössern. Ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt durch vierwimperige Zoosporen; geschlechtliche durch Zygoten, die aus der Copulation zweiwimperiger Planogameten entstehen, deren weiteres Schicksal aber noch unbekannt ist *(Ulva compressa)*.

Dem Genus *Monostroma* wird neuerdings *Monostroma? (Tetraspora?) bullosum* THUR. zugezählt, obwol die Alge sich in verschiedenen Punkten von den Ulvaceen unterscheidet. Es fehlt ihr sowol die Bildung der basalen Hyphen am Thallus, als auch die ungeschlechtlichen Zoosporen. Der wesentlichste Unterschied von echten *Monostroma*-Species besteht darin, dass der Thallus nicht von Anfang an einschichtig ist; denn durch einen ähnlichen Vorgang, wie er bei der *Enteromorpha*-Form zu einer röhrenförmigen Ausbildung des Thallus führt, wird die Anlage, die solide Gewebekugel, welche die junge Pflanze von *Monostroma? bullosum* repräsentirt, in eine blasenförmige Hohlkugel verwandelt, deren einschichtige Wand später unregelmässig zerreisst (vergl. »Palmellaceen«.)

LE JOLIS, Liste des Algues marines de Cherbourg: Ulva. (Mém. d. l. Soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg. 1863.) — ARESCHOUG, Observ. phycol. II. (Nova Acta Soc. Scient. Upsaliensis. ser. 3. vol. 9. 1874.) — REINKE, Ueber Monostroma bullosum und Tetraspora lubrica (PRINGSHEIM, Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XI. 1878.)

3. Ordnung: Siphoneen.

Das gemeinsame Merkmal, auf Grund dessen zahlreiche habituell ausserordentlich verschiedene, entwicklungsgeschichtlich zum Theil noch wenig bekannte Gattungen zu der Ordnung der Siphoneen vereinigt werden, besteht darin, dass der Thallus derselben aus einer einzigen schlauchartig verlängerten und mannigfach verzweigten Zelle besteht, an der schmaler entwickelte, chlorophyllose Abschnitte als Haftorgane dienen.

Wie bei den Confervoideen lassen sich auf Grund des Befruchtungsvorganges zwei verschiedene Entwicklungsstufen unterscheiden, oogame und isogame Siphoneen, und wie bei den Confervoideen werden den letzteren wiederum diejenigen Gattungen zugerechnet, deren Befruchtung noch unbekannt ist. — Die so gebildeten beiden Reihen der Siphoneen zeigen auch in vegetativer Hinsicht Abweichungen, nämlich bei der gelegentlich auftretenden Fächerung des Zelllumens. Bei den oogamen Siphoneen, welche durch die Familie der Vaucheriaceen repräsentirt werden, findet bei Gelegenheit der Entstehung der Fortpflanzungsorgane eine Zelltheilung statt und diese wird durch das simultane Auftreten einer zarten Zellwand abgeschlossen. Auch bei den andern Siphoneen kann Zelltheilung auftreten; der Abschluss der beiden Zellen wird aber im Wesentlichen durch allmähliche Verdickung einer Ringzone der Mutterzellmembran bewerkstelligt. Namentlich häufig findet sich die Fächerung des Zelllumens bei den isogamen Siphoneen an den Verzweigungsstellen des Thallus. Nachdem die seitliche Verzweigung als eine dünne Ausstülpung angelegt worden ist, nimmt ihr Durchmesser an Grösse noch bedeutend zu, während der Durchmesser an der Insertionsstelle des Astes unverändert bleibt. Die Aeste erscheinen daher an ihrer Basis gewöhnlich eingeschnürt und das Lumen der noch ungefächerten Zelle von vornherein stark verengt. Später verdicken sich die eingeschnürten Membranpartieen nach innen wulstartig und können so bei hochgradiger Verdickung einen vollständigen Abschluss zwischen dem Ast und dem Stamm der Zelle herbeiführen. Reicht das Dickenwachsthum der Membran nicht zum Abschluss der Fächerung aus, so wird die Lücke in dem Diaphragma durch eine eigenthümliche Pfropfenbildung oder durch Bildung eines zusammenhängenden Membranstückes ausgefüllt. In der Gattung *Bryopsis* und der Familie der Dasycladeen pflegen manche Species die seitlichen Zelläste mehr oder minder regelmässig an der Fächerungsstelle abzuwerfen. Die letztere Art der Zellfächerung beschränkt sich übrigens nicht auf den Abschluss der seitlichen Ausgliederungen der Thalluszelle, sondern bewirkt auch den Abschluss der Zelltheile, in denen die Reproductionszellen angelegt werden. In anderen Fällen kann sie sporadisch an beliebigen Stellen des Thallus auftreten, namentlich häufig dann, wenn äussere Eingriffe das Leben der Zelle gefährden und die unverletzten Theile bestrebt sein müssen, sich gegen die absterbenden Theile abzuschliessen.

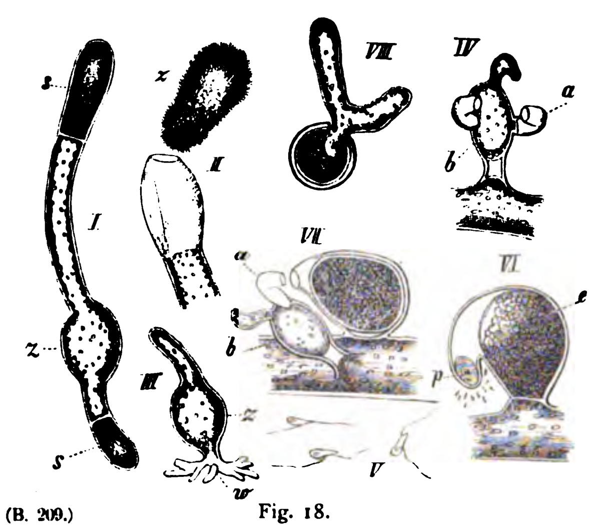
a) Oogame Siphoneen.

1. Familie: Vaucheriaceen.

Die Familie der Vaucheriaceen, durch die Gattungen *Vaucheria* und *Woronina* repräsentirt, umfasst marine und Süsswasser-Formen, die in sexueller Hinsicht unmittelbar an die Confervoideen mit am höchsten differenzirten Geschlechtszellen sich anschliessen, indem die Zygote aus der Vereinigung schwärmender Spermatozoiden mit einem im Oogonium eingeschlossenen, stets unbeweglichen Ei entsteht. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Zygoten kommt ungeschlecht-

liche Fortpflanzung bei den Vaucheriaceen vor und beide Formen wechseln in der Weise mit einander ab, dass nach einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen eine Geschlechtsgeneration auftritt, welche mit der Zygotenbildung den Cyklus abschliesst. Die Zygote vermag noch in demselben Jahr, in dem sie entstand, zu keimen, so dass innerhalb einer Vegetationsperiode mehrere Generationscyklen aufeinander folgen können.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt bei *Vaucheria sessilis, sericea, synandra* vermittelst Zoosporen, welche in Bezug auf ihre Grösse und ihren Bau unter denen aller Algen überhaupt einzig dastehen. Ihre Bildung findet in den durch eine Wand als Sporangium abgegrenzten Spitzen von Thallusästen statt (Fig. 18 I s). Bei der Reife öffnet sich das Sporangium auf dem Scheitel und lasst seinen gesammten Inhalt unter der Form einer einzigen grossen Zoospore austreten, welche entweder auf ihrer ganzen Oberfläche gleichmässig mit Cilien besetzt ist (Fig. 18 II), oder bei *V. sericea* bisweilen auf ihrer hinteren Hälfte nackt oder nur schwach bewimpert ist. Da die Drehung der Zoospore um ihre Langsachse schon im Sporangium beginnt und während des Durchzwängens der Plasmamasse durch die enge Sporangiumöffnung die Rotationsgeschwindigkeit des noch im Sporangium befindlichen Zoosporentheiles bedeutend geringer ist als die der schon ausgetretenen Hälfte, so kann es vorkommen, dass die vordere schneller rotirende Hälfte der Zoospore sich abdreht und so eine Theilung der Zoospore herbeiführt; beide Hälften vermögen sich selbständig in derselben Weise wie die ungetheilt zur Ruhe kommenden Zoosporen weiter zu entwickeln.



(B. 209.) Fig. 18.

I—VII *Vaucheria synandra.* I junge Pflanze aus der Zoospore z entwickelt und bei s neue Zoosporen bildend (35). — II Ausgeschlüpfte Zoospore z (45). — III Keimende Zoospore mit Rhizoidenbildung (35). — IV Antheridien a auf dem Androphor b (80). — V Spermatozoiden (300). — VI Oogonium: das Ei e bereits contrahirt mit Empfängnissfleck, p das nicht zur Eibildung verwendete Plasma im Schnabel des Oogons vor dem bereits Spermatozoiden herumschwärmen (80). — VII das Ei im Oogonium nach der Befruchtung zur Zygote geworden, entleertes Antheridium a mit einer Oeffnung dem Oogoniummund zugewendet (80). — VIII keimende Zygote von *Vauch. sessilis* (100) nach PRINGSHEIM. — I—VII nach WORONIN.

Anderen *Vaucheria*-Arten ist die Bewegungsfähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, die sich im Uebrigen in Entstehung und späterer Entwicklung den geschilderten Zoosporen völlig gleich verhalten, verloren gegangen. Bei *V. hamata* wird zwar noch die cilienlose und bewegungsunfähige Spore aus dem geöffneten Sporangium ausgestossen, aber bei *V. geminata* findet auch dieses nicht mehr statt, sondern die Keimung erfolgt innerhalb des Sporangiums; eine Erscheinung, welche vereinzelt auch bei solchen *Vaucheria*-Species beobachtet worden ist, die normale Zoosporen bilden, und welche auch bei den Confervoideen nicht selten vorkommt (vergl. pag. 259).

In welcher Weise der so abweichende Bau der Zoosporen von *Vaucheria* sich erklären lassen dürfte, dafür geben die detailirten Untersuchungen von SCHMITZ, deren Resultate von STRASBURGER bestätigt wurden, einen nicht zu unterschätzenden Fingerzeig. SHHMITZ fand nämlich, dass an den Zoosporen von *Vaucheria* die Cilien stets paarig genähert stehen, dass unmittelbar unter dem Insertionspunkt eines Cilienpaares ein Zellkern liegt und dass die Zellkerne diese Lage in der äussersten Schicht der Zoospore erst unmittelbar vor deren Reife einnehmen. Auch bei solchen Chlorophyceen, welche im Sporangium zahlreiche Zoosporen erzeugen, hatte SCHMITZ gefunden, dass die zahlreichen Zellkerne des Sporangiums sich erst in die äusserste Schicht des Plasmas begeben, unmittelbar bevor dasselbe in so viel Zellen getheilt wird, als Zellkerne an der Oberfläche der ungetheilten Zelle sich befinden. Aus der Uebereinstimmung dieser Vorgänge, welche dem Ausschwärmen der *Vaucheria*-Zoospore und dem Zerfallen des Plasmas anderer Chlorophyceen-Sporangien in zahlreiche Zoosporen unmittelbar vorhergehen, sowie aus den constanten Beziehungen, welche zwischen den einzelnen Kernen und je einem Cilienpaar an der *Vaucheria*-Zygote bestehen, schliesst SCHMITZ, dass die einzelne Zoospore von *Vaucheria* einem hohlkugeligen Verbande zahlreicher Zoosporen anderer grüner Algen entspricht.

Die Auffassung, dass die Zoosporenbildung von *Vaucheria* ihre eigenthümliche Form einem nicht zum Abschluss gelangenden Bildungsprozess normaler Zoosporen verdankt, wird durch mehrere Punkte unterstützt. Einmal zeigt der schwärmende *Vaucheria*-Körper trotz seiner reproductiven Function noch den Charakter der vegetativen Zelle insofern, als er deren grosse Vacuole zeigt, die von Zellsaft erfüllt und von Plasmasträgern durchzogen ist. Und ferner zeigt der Schwärmkörper der Vaucherien die Eigenthümlichkeit, dass seine einzelnen beim Ausschwärmen abgerissenen Theile in gleicher Weise existenz- und vermehrungsfähig sind, wie die unverletzte Riesen-Zoospore. In letzterem Punkte stimmt die *Vaucheria*-Zoospore ebensowol mit der vielkernigen vegetativen Thallus-Zelle überein, wie auch mit den hohlkugeligen, schwärmenden Zellverbänden der Volvocineen, die gleichfalls der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen. Ueberhaupt lassen sich die Schwärmkörper der Vaucherien vielleicht am besten mit den schwärmenden Zellcomplexen der Volvocineen vergleichen, wenngleich man von der abweichenden Entstehung durch Einkrümmung einer ursprünglich einfachen Zellplatte (vergl. Protococcoideen: »Volvocineen«) und dem Umstand, dass die Volvocineen-Zellen späterer Gestaltveränderung nicht mehr fähig sind, natürlich absehen muss. Auch bei den Volvocineen isoliren sich in der Mehrzahl der Gattungen die Zoosporen nicht von einander, wenn sie auch andererseits dadurch eine höhere Selbständigkeit erhalten, dass eine jede Zoospore später mit fester Membran sich umgiebt. So tritt der Zoosporen-Complex der Volvocineen bei weiter durchgeführter Theilung als eine mehrzellige Familie auf, während der Körper, welcher aus dem nicht fertig getheilten Sporangien-Inhalt von *Vaucheria* entsteht, nach dem gegenwärtig in der pflanzlichen Histologie herrschenden Sprachgebrauch als eine einzige Zelle bezeichnet werden muss. Denn die Erörterung der Frage, ob die Anschauungsweise der Zoologen, welche soviel Zellen anerkennen, als Zellkerne vorhanden sind, auf die vielkernigen Zellen der Thallophyten übertragbar ist, würde hier zu weit führen und dürfte wol in dem Abschnitt dieses Handbuches über Histologie ihre Erledigung finden.

Schon während des Schwärmens beginnt an den Zoosporen von *Vaucheria* die Ausbildung einer Membran, welche somit in ähnlicher Weise, wie es bei den schwärmenden Volvocineenpflanzen der Fall ist, anfänglich Löcher für den Durchtritt der Cilien besitzen muss. Nachdem die Zoosporen zur Ruhe gekommen sind, erfolgt im Laufe der auf ihre Bildung folgenden 24 Stunden die Keimung. Dieselbe erfolgt für die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen der Vaucherien immer in der gleichen Weise, mögen sie als Zoosporen vorher ein Schwärmstadium durchgemacht haben oder von Anfang an bewegungslos ge-

wesen sein. Die Sporen treiben ein oder zwei dünne Schläuche, die sich gegen den voluminöseren Körper der Spore scharf absetzen (Fig. 18 I und III). Der eine von beiden Keimschläuchen kann zu einem reichverzweigten hyalinen Haftorgan auswachsen, welches den Thallus im Sande befestigt.

Die Geschlechtsorgane entstehen als kurze Auszweigungen des Thallus, welche gegen die vegetative Zelle durch eine Membran abgeschlossen werden.

Die Oogonien sind bauchig aufgetrieben und in einen Schnabel verlängert, nicht immer symmetrisch gestaltet, sondern gewöhnlich einseitig gekrümmt (Fig. 18 VI, VII). Der Inhalt des Oogoniums wird bei den verschiedenen Species in verschiedener Weise zur Eibildung verwendet. Bei *V. aversa* und *rostellata* contrahirt das gesammte Plasma sich zur Bildung eines Eies; bei anderen Species (*V. ornithocephala* HASS. u. a.) wird ein Theil des ungefärbten Plasmas, welches der künftigen Oeffnung des Oogons zunächst gelegen ist, nicht in die Eibildung hineingezogen, sondern dasselbe grenzt sich anfangs durch eine Einschnürung von der Hauptmasse des Plasmas ab, verliert schliesslich den Zusammenhang mit demselben ganz und wird endlich als Plasmakugel aus dem durch Vergallertung der Membran auf seinem Scheitel sich öffnenden Oogonium ausgestossen.

Die Antheridien sind dünne, meist hornartig gekrümmte Zellen (Fig. 18 IV, VII a), deren gesammter Inhalt zu Spermatozoiden wird (Fig. 18 V). Das Aufsuchen der Oogonien wird den letzteren gewöhnlich dadurch erleichtert, dass das sich öffnende Antheridium sich mit seiner Mündung in unmittelbarer Nähe der Oogonium-Mündung befindet (Fig. 18 VII). Am weitesten von den typischen *Vaucheria*-Antheridien entfernen sich diejenigen der marinen *V. de Baryana* und der *V. piloboloides* in sofern, als die Spermatozoiden aus ihnen ausser durch die apicale Oeffnung durch seitliche Löcher in der Antheridien-Membran austreten, deren Lage vor der Reife des Antheridiums durch papillenartige Ausstülpungen gekennzeichnet wird.

Die Anordnung der Geschlechtsorgane am Thallus zeigt mannigfache Verschiedenheiten und giebt damit wesentliche Merkmale für die Species-Diagnosen. Im einfachsten Falle sitzen Antheridien nnd Oogonien einzeln oder reihenweise dem Thallusfaden direkt auf, indem sie aus kurzen Seitenästen der vegetativen Hauptachse sich entwickeln (Fig. 18 VI). Die Antheridien können bei anderen Species gestielt sein, indem hier nur die Spitze des Seitenastes zum Antheridium wird, während seine Basis den Charakter der vegetativen Zelle beibehält: in diesem Falle kann der nicht zur Antheridium-Bildung verwandte Basaltheil des Seitenastes auch als Träger der Oogonien fungiren (*Vaucheriae racemosae*). Die eigenthümlichste Ausbildung erfahren die Antheridientragenden Aeste von *Vauch. synandra*, indem ihr oberer Theil, der zahlreiche Antheridien zu entwickeln vermag, sich durch eine zweite Wand gegen das untere Ende des Zellastes abgrenzt und blasenartig anschwillt. Diese letztere Zelle, an der die einzelnen Antheridien in normaler Weise inserirt auftreten, wird als differenzirter Träger der männlichen Geschlechtsorgane, als »Androphor« bezeichnet (Fig. 18 IV, VII b).

Bei *Vaucheria* kommen Dauerzustände der vegetativen Zelle vor, zu deren Entwicklung die letztere durch dicke Gallertwände in kurze Abschnitte gefächert und in einen Zustand übergeführt wird, der zur Aufstellung der Gattung *Gongrosira* Veranlassung gegeben hat. Nach der Ruhezeit können die einzelnen Abschnitte der Zelle direct zu ebensoviel neuen Fäden auswachsen. In anderen Fällen werden die kurzen Dauerzellen zu Sporangien, welche die cilienlosen Zellen er-

zeugen, mit ihrem hyalinen Ende nach vorn gewendet unter Bildung von Pseudopodien amöbenartig sich zu bewegen vermögen. Es kommt also auch in diesem Entwicklungsmoment bei den Vaucherien zu keiner normalen Zoosporenbildung, wie bei anderen Chlorophyceen. Die amöboiden Zellen können schliesslich zu vegetativen *Vaucheria*-Fäden auswachsen oder aber sie encystiren sich noch einmal und stellen so eine neue Dauerzelle dar, deren Inhalt später nach Sprengung der Membran zur *Vaucheria*-Zelle sich entwickelt.

PRINGSHEIM, Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes. (Monatsber. d. Berlin. Ac. d. W. 1855.) — DE BARY, Ueb. den geschlechtl. Zeugungsprozess bei den Algen. (Ber. d. naturf. Ges. in Freiburg. Bd. I. 1856. Juli.) — SCHENK, Entwicklung d. Fortpfl.-Organe und Befruchtung von Vaucheria geminata. (Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. VII. 1858). — WALZ, Beitr. z. Morph. u. System. d. Gatt. Vaucheria. (PRINGSH., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V.) — SOLMS-LAUBACH, Ueb. Vauch. dichotoma [Woroninia]. (Bot. Zeit. 1867.) — WORONIN, Beitr. z. Kenntniss d. Vaucherien. (Bot. Zeit. 1869.) — WORONIN, Vaucheria de Baryana nov. sp. (Bot. Zeit. 1880.) — STAHL, Ueb. d. Ruhezustände der V. geminata. (Bot. Zeit. 1879.) — SCHMITZ, Unters. üb. Zellkerne d. Thallophyten. (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 4. Aug. 1879.) — STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. 1880. pag. 214.

b) Isogame Siphoneen.

Die Gameten der isogamen Siphoneen sind bisweilen in ihrer äusseren Gestalt völlig übereinstimmende Schwärmzellen, wie in der Familie der Dasycladeen, wenn auch innere Unterschiede zwischen den Planogameten dieser Familie bereits sicher ausgebildet sind. Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Planogameten bei den Codieen *(Codium, Bryopsis)* ist äusserlich durch Grössen- und Färbungsunterschiede gekennzeichnet, indem die männlichen Gameten klein und gelblich gefärbt sind, während die grösseren weiblichen Planogameten die normale Chlorophyllfärbung zeigen. — Bei den Caulerpeen ist ebenso wie bei manchen Codieen jede Form von Fortpflanzungszellen unbekannt. Wie die Codieen durch die äussere Differenzirung der männlichen und weiblichen Planogameten den Vaucherieen zunächst stehen, so schliessen sie sich ihnen auch durch Vermittelung von *Bryopsis* in ihrem Thallusbau an. Von den unregelmässig verzweigten Zellen der Codieen unterscheiden sich die Dasycladeen durch regelmässige Wirtelstellung ihrer Seitenäste. Am höchsten differenzirt ist die Thalluszelle der Caulerpeen, deren Auszweigungen oft Blattform annehmen.

2. Familie: Codieen.

Die meerbewohnende Familie der Codieen ist im Bau ihrer vegetativen Theile dadurch charakterisirt, dass die sehr dünne Thalluszelle ausserordentlich reich und fast regellos verzweigt ist; nur in der Gattung *Bryopsis* kommt es bisweilen zu regelmässig zweizeiliger Verästelung. Andererseits ist *Bryopsis* auch die einzige Codieen-Gattung, bei welcher die Zelläste nach Art der Vaucherien-Zweige isolirt auftreten. Denn bei allen anderen Gattungen verflechten sich die Thallus-Aeste mit einander aufs dichteste und verwachsen theilweise mit einander, so dass der stets sehr ansehnliche Thallus dieser Algen auf dem Querschnitt eine scheinbare Gewebebildung aufweist. Aber alle die verschiedenen Zelllumina, die ein Querschnitt erkennen lässt, sind nur die Lumina zahlreicher Aeste einer einzigen Thalluszelle, in der allerdings sporadisch eine Fächerung des Lumens durch den pag. 263 beschriebenen Prozess auftreten kann.

Bei *Codium* entsteht der schwammig lockere, bald cylindrisch verzweigte,

bald kugelige Thallus in der Weise, dass die keulenförmig angeschwollenen Enden der Zelläste senkrecht zur Oberfläche des Thallus verlaufen und hier pallisadenartig gedrängt die Aussenschicht des Thallus bilden. Die unteren dünneren Partieen derselben Fäden und die gleichgestalteten basalen Theile ihrer Seitenäste stellen das locker verwebte Flechtwerk im Innern des Thallus her. — Bei *Udotea* hat der Thallus die Form eines kriechenden Rhizoms mit aufrechten gestielten Blättern. Die letzteren kommen in der Weise zu Stande, dass die Hauptäste der Zelle fächerförmig sich verzweigen und diese in einer Ebene liegenden »Mark-Fäden« erhalten nachträglich eine Berindung, die aus den äussersten Verzweigungen kürzerer Seitenäste gebildet wird. In derselben Weise, wie bei *Udotea* die blattförmigen Theile des Thallus, ist bei *Halimeda* der ganze Thallus gebaut, der hier in seiner äusseren Gestalt die gegliederte Form einer kleinen *Opuntia* wiederholt.

Die Ausbildung der männlichen und weiblichen Gameten erfolgt bei *Codium* und *Bryopsis* auf verschiedenen Pflanzen und zwar bei *Bryopsis* so, dass die vegetativen Seitenäste des Thallus ohne weitere Gestaltveränderung zu Gametangien werden, nachdem sie sich gegen den Hauptstamm des Thallus, der nicht zu der Bildung der Gameten herangezogen wird, abgeschlossen haben. Bei *Codium* treten die Gametangien als kurze cylindrische Seitenäste an den blasig angeschwollenen pallisadenförmig gestellten Zellästen auf, welche die Thallusoberfläche bilden; sie sind so kurz, dass sie nicht über die Thallusoberfläche vortreten, sondern zwischen den vegetativen Astenden verborgen bleiben. Auch bei *Codium* sind die Gametangien gegen die vegetativen Thallustheile durch Fächerung des Lumens abgeschlossen.

Die Copulation der Planogameten von *Codium* und *Bryopsis* ist noch nicht beobachtet worden, aber der Umstand, dass BERTHOLD eine Weiterentwicklung der grünen Schwärmzellen nur constatiren konnte, wenn dieselben gleichzeitig mit den kleineren gelben cultivirt wurden, lässt mit Sicherheit darauf schliessen dass eine Copulation stattfindet und dass die kleineren Schwärmzellen nach zahlreichen Analogieen bei den Chlorophyceen als die männlichen Planogameten fungiren. Bei der Keimung der Zygoten von *Codium tomentosum* entwickelt sich zuerst ein reich verzweigtes Rhizom, aus welchem ein Büschel gleichlanger aufrechter Zelläste hervorwächst. Die weitere Entwicklung dieser letzteren führt zur Bildung eines Thallus, der ganz den elterlichen Individuen entspricht. Da neben den Planogameten bei *Codium* und *Bryopsis* ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen nicht bekannt sind, so erscheint die Annahme eines Generationswechsels ausgeschlossen.

Bei *Halimeda* ist bisher nur die Existenz zweiwimperiger grüner Schwärmzellen bekannt, von denen man nicht weiss, ob sie Zoosporen oder Gameten sind. Sie entstehen in besonderen Fruchtästen des Thallus, die am Rande der *Opuntia*-artigen Thallusglieder durch Auswachsen der Markfäden entstehen und gabelig oder traubig verzweigt sind. Die Spitzen dieser Aestchen sind sporangienartig zu kugeligen Anschwellungen erweitert, aber ein Abschluss derselben gegen die vegetativen Theile des Thallus findet nicht statt. Nach dem Ausschwärmen der Schwärmzellen, bei deren Bildung der Chlorophyll-Gehalt der ganzen Pflanze verwendet wird, bleibt die entleerte Membran der Thalluszelle entfärbt zurück. Die Fortpflanzung von *Udotea* ist noch völlig unbekannt.

NAEGELI, Neuere Algensysteme pag. 177. — PRINGSHEIM, Ueb. die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung *Bryopsis*. (Monatsber. d. Berlin. Akad. Mai 1871.) — BERTHOLD

Zur Kenntniss der Siphoneen. (Mittheil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1880. pag 73. Anm.) — SCHMITZ, Ueb. die Bildung der Sporangien bei der Gattung Halimeda. (Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur und Heilkunde zu Bonn, 14. Juni 1881.)

3. Familie: Dasycladeen.

Zu der meerbewohnenden Familie der Dasycladeen, die durch die wirtelständigen Auszweigungen ihrer Thalluszelle vor allen anderen Siphoneen ausgezeichnet sind, gehört *Acetabularia mediterranea*, eine Alge, die durch die Untersuchungen von NAEGELI, WORONIN, DE BARY und STRASBURGER eine der am genauesten gekannten Meeresalgen geworden ist. Die mehrjährigen *Acetabularia*-Pflanzen, welche auf Kalkfelsen und Muschelschalen gesellig wachsen und auf geeignetem Substrat weite Flächen wiesenartig bekleiden, haben die Gestalt eines zierlichen Hutpilzes mit schlankem Stiel, der bis zu 9 Centim. Höhe erreicht, während der Schirmdurchmesser einen Centimeter wenig überschreitet. Der sehr dicken Zellmembran ist kohlensaurer Kalk in grossen Mengen eingelagert, so dass das Chlorophyll nur in dem weniger stark incrustirten Schirm deutlich sichtbar ist, der Stiel aber rein weiss erscheint. Im Hochsommer stirbt der Schirm, sowie der grösste Theil des Stieles ab und wird, bruchig geworden, stückweise abgeworfen. Zum Ueberwintern bleibt nur der untere Theil des Thallus übrig, der an der Basis des Stieles durch eine Membran abgeschlossen wird (Fig. 19 V m). Der überwinternde Thallusabschnitt setzt sich aus zwei Theilen zusammen: dem Fuss (Fig. 19 V u. VI f), der aus gleichfalls incrustirten unregelmässig wirteligen Auszweigungen der Thalluszelle gebildet wird und der mehr oder weniger lappig verzweigten, stets zartwandigen Basalblase (Fig. 19 V u. VI b), zu der sich die Thalluszelle nach abwärts zwischen den Aesten des Fusses erweitert. Die Basalblase, deren Grösse und Verzweigung mit dem Alter und der Stärke der ganzen Pflanze zunimmt (vergl. Fig. 19 V u. VI, von denen bei gleicher Vergrösserung gezeichnet V einer wahrscheinlich einjährigen, VI einer mehrjährigen Pflanze entstammt) dient als Reservestoffbehälter und in ihr sammeln sich die Assimilationsprodukte an, so dass sie im Winter strotzend mit Stärkekörnern angefüllt ist. Im Frühjahre wächst die überwinterte Zelle zunächst zu einem cylindrischen Faden aus, der aus der restirenden Stielbasis des vor-

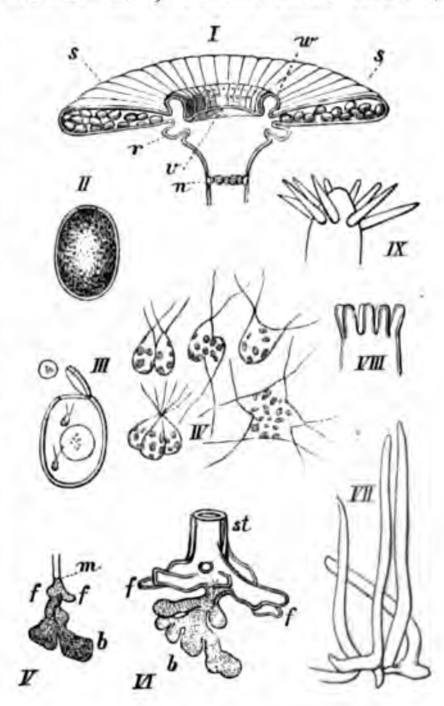


Fig. 19. (B. 210.)

Acetabularia mediterranea. — I Schirm nach Fortnahme der vorderen Hälfte halb schematisch, n Narben der Wirteläste, r rudimentärer Astwirtel unterhalb des Schirmes, w Ringwall oberhalb des Schirmes, v der eingesenkte Scheitel (4). — II Spore, an deren oberem Ende der Deckel erkennbar ist (120). — III Spore als Gametangium nach dem Ausschwärmen der Gameten (120). — IV Copulation der Gameten. — V VI Unterer Theil eines Schirmsprosses, f der Fuss, b die Basalblase (20). — VII Keimpflanzen aus Zygoten entwickelt. — VIII Anlage der Wirteläste auf dem Sprossgipfel (120). — IX desgl. älteres Stadium (90). II—IX nach DE BARY u. STRASBURGER.

jährigen Sprosses hervortritt. Bevor die sich entwickelnde Zelle zur Bildung des Schirmes schreitet, erzeugt sie successive an ihrer fortwachsenden Spitze (Fig. VIII IX) einen bis vier Wirtel von Kurztrieben, die 3—4 mal gabelig verzweigt sind. Ohne eine Kalkincrustation zu erfahren, sterben die letzteren frühzeitig wieder ab und werden abgeworfen, so dass nur die Narben noch von den Stellen ihrer Insertion Zeugniss geben (Fig. 19 I n). Nach Anlage der hinfälligen Wirteläste verbreitet sich die bis dahin cylindrische Sprossachse ein wenig, unmittelbar bevor sie zur Bildung des Schirmes schreitet.

Der ausgewachsene Schirm von *Acetabularia* (in Fig. 19 I nach Fortnahme der vorderen Hälfte halbschematisch dargestellt) besteht aus 70—100 keilförmigen, radial gestellten Compartimenten (s), die durch ebenso viele radiale Membranstücke gegen einander abgeschlossen, an ihrem schmalen Ende gegen das Centrum des Schirmes hin mit der übrigen Zelle in Communication stehen. Obwohl die einzelnen Strahlen oder Fächer des Schirmes auch in den jüngsten Entwicklungsstadien bei *A. mediterranea* sich niemals von einander isolirt finden, so ist doch der Schirm bei der neuholländ. *A. Calyculus* häufig in seine einzelnen Fächer gespalten und zweifellos aufzufassen als jedem der vorher gebildeten Haarzweig-Wirtel des *Acetabularia* Sprosses gleichwerthig. Vermittelt wird der Uebergang von dem letzten Haarzweig-Wirtel zu dem ausgebildeten Schirmwirtel durch einen rudimentär bleibenden Zweigwirtel (Fig. 19 I r), welcher den Schirm auf seiner unteren Seite wulstförmig umgiebt. Abnormer Weise vermag der *Acetabularia*-Spross weiterwachsend oberhalb des ersten ausgebildeten Schirmes über einem verlängerten Internodium noch einen zweiten Schirm zu entwickeln; aber gewöhnlich erlischt die Fähigkeit der Schirmbildung mit der Entwicklung des ersten vollkommen ausgebildeten Schirmes. Es werden zwar über demselben noch mehrere Wirtel von doldig verzweigten Haarästen gebildet, die auch bald abfallen; die Internodien der Hauptachse strecken sich aber oberhalb des Schirmes nicht mehr und die Membran der Hauptachse, der sie inserirt waren, umgiebt — die Narben der abgefallenen Aeste zeigend — in Form eines Ringwalles (Fig. 19 I w) den nabelförmig eingesenkten Spross-Scheitel.

Die Zelläste, welche sich zur Bildung des Schirmes vereinigen, unterscheiden sich ausser durch den Mangel der Verzweigung und durch ihr Persistiren an der Achse von den übrigen Wirtelästen dadurch, dass allein in ihnen die Bildung von Fortpflanzungszellen stattfindet, während sowol die Haaräste sowie auch die Fächer des rudimentären Schirmes stets steril bleiben. Die Bildung von Fortpflanzungszellen erfolgt aber nicht in jedem Schirmspross, sondern es ist wahrscheinlich, dass erst mehrere Jahre hindurch die Pflanze aus der überwinternden Basalblase sterile, allmählich stärker werdende Schirmsprosse erzeugt, bis in hinreichend erstarkten Schirmsprossen Fortpflanzungszellen entstehen. Zur Bildung der letzteren werden alle plastischen Stoffe der Pflanze verbraucht, so dass die Mutterpflanze mit der Erzeugung der Fortpflanzungszellen ihr Leben abschliesst. In fructificirenden Exemplaren entwickeln sich in jedem Schirmfach 40—80 eiförmige Sporen (Fig. 19 II), die unbeweglich sind und sich schon im Innern der Mutterpflanze mit dicker Membran umgeben. Sie werden durch Zerbröckeln des Schirmes frei und 1—3 Monate nach ihrer Bildung beginnen in ihnen neue Entwicklungsvorgänge. Diese ungeschlechtlich erzeugten Sporen zeigen dabei keine Gestaltveränderung, sondern, indem sie unmittelbar die Sexualzellen in Form schwärmender Gameten erzeugen, stellen sie selbst die ausgebildete Geschlechts-Generation von *Acetabularia* dar. Bei der Reife der Gameten öffnet sich die Spore an ihrem einen Ende vermittelst eines kreisförmigen Deckels, dessen Umrisse schon lange

vorher erkennbar sind (Fig. 19 II), und der durch den Druck der ausgebildeten Gameten gewöhnlich in der Weise herausgestossen wird, dass er mit einer Stelle seines Randes an der übrigen Membran haften bleibt (Fig. 19 III). Nach dem Ausschwärmen der Sexualzellen bleibt im Innern der Membran eine zarte Blase zurück, die Zellsaft-erfüllte Vacuole der geschlossenen Spore, während deren protoplasmatischer Wandbelag in der Bildung der Sexualzellen aufgeht. — Die von einer Spore erzeugten Gameten gehen unfehlbar zu Grunde, wenn man sie gegen fremde Gameten abschliesst, indem die aus derselben Spore entstammenden Gameten mit einander nicht copuliren. Reichlich findet dagegen Copulation statt zwischen Gameten, welche verschiedenen Sporen entstammen. Normaler Weise pflegen zwei Gameten miteinander zu verschmelzen, in selteneren Fällen vereinigen sich drei oder mehr Gameten zur Bildung einer Zygote (Fig. 19 IV, vergl. Anm. pag. 202). In allen Fällen aber kommen die Copulationsprodukte nicht unmittelbar nach ihrer Bildung zur Ruhe, sondern sie schwärmen je nach der Zahl ihrer Componenten mit 4, 6, 8 oder 10 Cilien versehen eine Zeit lang umher, in jedem Falle länger als die nicht copulirten Gameten. Noch während des Schwärmens runden sie sich ab und umgeben sich dann zur Ruhe kommend mit Membran. Die Zygoten verändern sich während einer Zeit von etwa 5 Monaten nur insofern, als sie ein wenig an Volumen zunehmen. Dann aber wächst die Zygote zu einem Keimpflänzchen mit breitem Basalende und konisch verschmälerter Spitze aus. Die aus Zygoten in der Cultur erzogenen Keimlinge stellten im ersten Jahre nur Pflänzchen von der Form der in Fig. 19 VII abgebildeten dar und zeigten bisweilen an der Spitze unregelmässige Ausstülpungen; Schirmbildung fand erst im zweiten Jahre statt, ohne dass indessen Sporen in ihm erzeugt worden wären.

Es zeigt das Leben der *Acetabularia* somit einen Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Reproduction: aus der Zygote geht eine ungeschlechtliche Pflanze hervor, der Schirmspross, der sich Jahre hindurch auf vegetative Weise aus der überwinternden Basalblase zu reproduciren vermag und der — wahrscheinlich allmählich stärker werdend — endlich in seinem Schirm auf ungeschlechtlichem Wege Sporen erzeugt. Letztere repräsentiren die Geschlechtsgeneration, indem sie mit Unterdrückung aller vegetativer Ausbildung[1]) sich direkt in ein Gametangium verwandeln. Aus der Gameten-Copulation geht die Zygote hervor, der Ausgangspunkt einer neuen geschlechtslosen Schirmspross-Generation.

Von der Gattung *Acetabularia* weicht die Gattung, welcher die Familie ihren Namen verdankt, wesentlich ab. Der unverkalkte Thallus von *Dasycladus* zeigt eine ähnliche Bildung von doldig verzweigten Haarwirteln wie *Acetabularia*, aber diese Wirteläste, die dichtgedrängt an der Achse stehen, sind persistirend und fallen erst an ausgewachsenen Individuen allmählich von unten beginnend ab. — Mit dieser wirteligen Stellung der Aeste sind auch im Wesentlichen die Analogieen mit *Acetabularia* erschöpft. Auf das Verhalten der Gameten bei der Copulation und die höhere innere Differenzirung der geschlechtlichen Gegensätze bei äusserlich gleicher Form ist schon oben (pag. 201) aufmerksam gemacht worden. Wesentlicher ist der Unterschied *Acetabularia* gegenüber, wie er sich in der Entstehung der Gameten ausspricht. Dieselben werden nämlich in Gametangien erzeugt, welche sich terminal auf der Hauptachse der doldig verzweigten Wirteläste bilden und die Form einer gestielten Kugel haben. Wenn

[1]) Es lässt sich diese Unterdrückung der vegetativen Theile vergleichen mit der Reduction der Vegetationsorgane an den männlichen Geschlechtspflanzen der Rhizocarpeen, Isoeten und Selaginellen.

wie es bisher scheint, *Dasycladus* neben der Zygotenbildung eine ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht besitzt, so würde der Entwicklungsgang von *Dasycladus* aus einer beständigen Reproduction von geschlechtlichen Generationen bestehen, wie wir sie zur Zeit für *Codium* und *Bryopsis* annehmen müssen.

So lange nicht die Erkenntniss des Entwicklungsganges anderer Dasycladeen die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Dasycladus* und *Acetabularia* deutlicher hervortreten lässt, ist es mit der unmittelbaren Nebeneinanderstellung dieser beiden Gattungen schlimm bestellt. Denn das einzige Merkmal, das ihnen neben der Zygotenbildung, die sie mit zahlreichen anderen Chlorophyceen theilen, gemeinsam ist, — die wirtelige Verästelung des Thallus — ist darum ein einigermassen verdächtiges Merkmal für die Vergleichung beider Gattungen, als es bei *Dasycladus* bei der allein bekannten Geschlechtsgeneration auftritt, während es bei *Acetabularia* der Geschlechtsgeneration fehlt und an der ungeschlechtlichen Generation ausgebildet ist.

Näher als an *Acetabularia* schliessen sich an *Dasycladus* nach Munier-Chalmas eine grosse Reihe von fossilen Formen an, die bis dahin als thierische Reste den Foraminiferen eingereiht gewesen sind. Die Ablagerung einer dichten Kalkschicht zwischen den Verzweigungen der fraglichen Algen hat nicht nur die ganze wirtelige Verzweigungsweise einer Zelle als identisch mit derjenigen der noch jetzt lebenden Dasycladeen erkennen lassen, sondern hat es auch ermöglicht, noch jetzt die Stellung der Sporangien bei jenen fossilen Formen zu constatiren.

Naegeli, Neuere Algensysteme, pag. 158. — Woronin, Recherches sur les Algues marines Acetabularia et Espera. (Ann. des Sc. nat. sér. 4. Tome XVI.) — de Bary u. Strasburger, Acetabularia mediterranea. (Bot. Zeit. 1877, pag. 713.) — Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung von Dasycladus clavaeformis. (Bot. Zeit. 1880, pag. 648.) — Munier-Chalmas, Observations sur les Algues calcaires appartenant au groupe des Siphonées verticillées et confondues avec les Foraminifères. (Comptes rendus de l'Acad. des Sc. Tome 85. pag. 814. 1877.)

4. Familie: Caulerpeen.

Die Gattung *Caulerpa*, welche vorzugsweise den tropischen Meeren angehört, nimmt nicht nur innerhalb der Siphoneen, sondern im ganzen Reich der Organismen die erste Stelle in Bezug auf die Entwicklung ihrer einzigen Thalluszelle ein. Verhältnissmässig am einfachsten ist ihre äussere Gliederung bei der *C. prolifera* des Mittelmeeres, der einzigen Vertreterin der Familie an der europäischen Küste. Die Zelle gliedert sich hier 1. in ein cylindrisches kriechendes Rhizom mit Spitzenwachsthum; 2. in kurze Seitenäste, die sich aus der untern Seite des Rhizoms entwickeln, an ihrer Spitze in zahlreiche hyaline Fäden sich zertheilen und als Wurzeln in den sandigen oder moorigen Meerboden eindringen; 3. auf der obern Seite des Rhizoms erheben sich acropetal entstehende Seitenäste, welche, wenn sie nicht proliferiren, die Form kurzgestielter, flacher, ganzrandiger, zungenförmiger Blätter haben und die als die einzigen chlorophyllführenden Theile der Pflanze, als Assimilationsorgane fungiren. Bei anderen Arten von *Caulerpa* haben diese aufrechten Seitenäste die Gestalt mannigfach eingeschnittener und aufgeblasener Blätter, oder sie sind ihrerseits wieder mehr oder weniger regelmässig verzweigt und wenn diese Verzweigungen dichtgestellt und nur kurz sind, so verleihen sie den Zellästen edum- oder hypnumartigen Habitus. Auch der innere Bau von *Caulerpa* steht insofern einzig da, als das Lumen der Zelle von zahlreichen querverlaufenden und verästelten

Cellulose-Balken durchsetzt wird, die mit ihren Enden mit der derben Aussenmembran der Zelle in festem Zusammenhang stehen. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen sind vollständig unbekannt und ebensowenig ist es bisher gelungen, Individuen aufzufinden, die man als Keimpflanzen ansprechen könnte. Die Erhaltung und Vermehrung der Caulerpeen scheint nur durch die Bildung seitlicher Sprosse aus dem Rhizom stattzufinden, die dadurch zur Selbständigkeit gelangen, dass das Rhizom von hinten her beständig im Absterben begriffen ist. An den einzelnen *Caulerpa*-Exemplaren (die bei *C. prolifera* die Länge eines Meters selten überschreiten) ist das hintere Ende der Zelle nicht mit Membran, sondern durch pfropfartige Bildungen geschlossen, die aus dem Plasma gebildet werden.

NAEGELI, Caulerpa prolifera AG. (in NAEGELI und SCHLEIDEN, Zeitschrift für wiss. Botanik, 1844, Heft I).

Botrydium.

Den schärfsten Gegensatz zu der hohen Ausbildung der Thalluszelle von *Caulerpa* bildet die im süssen Wasser oder auf feuchter Erde lebende Gattung *Botrydium*, die in der Ausbildung ihrer geschlechtlichen Generation sich auf's Engste an *Acetabularia* anschliesst.

Der Thallus der lebenskräftigen *Botrydium*-Pflänzchen besteht aus einem rundlichen oder keulenförmigen Bläschen, das den gesammten Chlorophyllgehalt der Pflanze beherbergt, und einem hyalinen ungetheilten wurzelartigen Fortsatz, der in die Erde eindringt. Seltener zeigt der obere Theil Andeutungen kurzer Verzweigungen. Auf feuchtem Boden vermögen sich diese Pflänzchen durch Zelltheilung zu vermehren: der oberirdische Theil treibt einen kurzen kugeligen Seitenspross, der einen eigenen hyalinen Wurzelfaden in die Erde senkt und durch Bildung einer Scheidewand sich von der Mutterpflanze isolirt. Bei Benetzung mit Wasser verwandelt sich das Pflänzchen in ein Sporangium, indem es seinen gesammten plasmatischen Inhalt zur Bildung von einwimperigen Zoosporen verwendet.

Bisweilen können die Pflänzchen zu Dauerzellen werden, indem die Membran der Zelle sich so bedeutend verdickt, dass das Lumen des Wurzelabschnittes fast ganz dadurch verschlossen wird. Sie können so vollständige Austrocknung (bis zur Dauer eines Jahres) vertragen; in's Wasser gebracht, verwandeln sie ihren Inhalt in einwimperige Zoosporen, die unter Aufquellen der Mutterzellmembran frei werden. ROSTAFINSKI und WORONIN haben diesen Dauerzellen den Namen »Hypnosporangien« beigelegt. — Alle Zoosporen von *Botrydium* vermögen nur auf feuchtem Boden zu neuen Pflänzchen auszuwachsen. Im Wasser umgeben sie sich mit Membran und bleiben unverändert, bis ein Zufall sie in die ihnen zusagenden Vegetationsverhältnisse bringt.

Ihren Höhepunkt hat die vegetative Entwicklung der *Botrydium*-Pflänzchen erreicht, wenn der hyaline Wurzelfaden in dem Maasse wie der oberirdische Theil wachst, sich bei weiterer Entwicklung verzweigt. In diesem Stadium ist die Pflanze vegetativer Zweitheilung nicht mehr fähig; sie erreicht den Abschluss ihrer Existenz mit der Erzeugung einwimperiger Zoosporen, wie sie an den jungen Pflänzchen schon vorkommen kann. In diesem ausgewachsenen Zustand kann aber an die Stelle der Zoosporenbildung, welche an einen gewissen Grad von Feuchtigkeit gebunden ist, in Folge von Trockenheit oder Besonnung ein anderer Prozess treten: das gesammte chlorophyllführende Plasma zieht sich nämlich in den verzweigten Wurzelabschnitt zurück und zerfällt hier — je nach der Grösse

der Pflanze — in mehr oder minder zahlreiche Zellen, von denen jede selbständig sich mit einer allseitig geschlossenen Membran umgiebt. Diese »Wurzelzellen können sich je nach den Vegetationsverhältnissen, denen sie ausgesetzt werden, in verschiedener Weise entwickeln: sie können direct zu neuen Pflänzchen auswachsen, die auf feuchter Erde normal sich entwickeln oder gleich nach ihrer Entstehung in den Zustand der Dauerzellen (Hypnosporangien) übergehen; oder die Wurzelzellen verwandeln sich bei genügender Wasserzufuhr in Sporangien, die ihren Inhalt unter der Form von einwimperigen Zoosporen ausstossen.

Die bisher betrachteten Vermehrungsweisen sind nur Formen ungeschlechtlicher Vermehrung, von denen zwei, die vegetative Zweitheilung und die Zoosporenbildung, als die wesentlichen zu betrachten sind. Durch sie pflanzt sich das *Botrydium*-Pflänzchen während des Frühjahres hauptsächlich fort, je nachdem es gezwungen ist, auf feuchter Erde oder im Wasser sich zu entwickeln. — Die Hypnosporangienbildung an noch vegetativ thätigen Pflänzchen und die Wurzelzellenbildung an ausgewachsenen Individuen sind lediglich Anpassungsprozesse an übermässige Trockenheit resp. Besonnung.

In allen Fällen werden bei den erwähnten Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung wieder Generationen ungeschlechtlicher Individuen erzeugt.

Die geschlechtlichen Generationen gehen aus dem lebhaft vegetirenden Pflänzchen, deren Wurzel noch nicht verzweigt ist, in den heissen Monaten hervor. Es entstehen nämlich in dem oberirdischen Theil der Pflänzchen unbewegliche membranumhüllte Sporen, die, je nachdem die Pflanze bei mässiger Beleuchtung unter Wasser oder aber bei Besonnung oder auf dem Lande vegetir[t], im ersten Falle grün, in den letzteren Fällen roth sind. Diese unbeweglichen membranumhüllten Sporen repräsentiren — wie bei *Acetabularia* — die Geschlechtsgeneration von *Botrydium*. Ohne ihre Gestalt zu verändern, werden sie zu Gametangien und erzeugen die zweiwimperigen Planogameten, die je nach der Färbung der Mutterzellen bald grün, bald roth sind und durch unregelmässiges Aufreissen der Mutterzelle frei werden. Sie copuliren zu zweien oder mehreren. Die Zygoten keimen entweder sogleich, so lange sie noch eine dünne Membran besitzen, oder sie gehen in ein Ruhestadium über, während ihre Membran sich stark verdickt und ihre Umrisse unregelmässig eckig werden.

Da die aus der Zygote hervorgehende Pflanze direkt wieder auf ungeschlechtlichem Wege die bewegungslosen Sporen erzeugen kann, welche die Geschlechtsgeneration von *Botrydium* darstellen, so stimmt in dieser einfachsten Form des Entwicklungsganges *Botrydium* vollständig mit *Acetabularia* überein. Der Kreislauf der *Botrydium*-Entwicklung wird aber dadurch erweitert, dass die ungeschlechtliche Generation durch Zelltheilung und durch Zoosporen sich zu vermehren vermag. Unterbrochen kann der regelmässige Gang der Entwicklung bei grosser Trockenheit dadurch werden, dass junge Pflanzen zu Dauerzellen (Hypnosporangien) werden, ausgewachsene Pflanzen dagegen Wurzelzellen erzeugen, und je nach den äusseren Vegetationsbedingungen erst auf Umwegen wieder in den normalen Entwicklungsgang eingelenkt wird.

Rostafinski und Woronin, Ueber Botrydium granulatum. (Bot. Zeit. 1877, pag. 649.)

4. Ordnung: Protococcoideen.

Die Ordnung der Protococcoideen umfasst eine grosse Anzahl meist Süsswasserbewohnender[1]) einzelliger Algengattungen, deren habituelle Mannigfaltigkeit

[1]) Von marinen Protococcoideen ist bisher durch genauere Untersuchungen nur die ...

keit dadurch erhöht wird, dass bei einem Theil derselben die Individuen fest mit einander zu Colonieen oder Familien verbunden sind. Die geschlechtliche Fortpflanzung tritt in drei verschiedenen Formen auf, als Eibefruchtung, als Planogameten-Copulation und (bisher nur in einem Falle bekannt) als Aplanogameten-Copulation. Für die diagnostische Trennung der Gattungen ist der Geschlechtsact nicht verwerthbar, da in der natürlichsten der hier vereinigten Familien, bei den Volvocineen, alle drei Typen nebeneinander vorkommen.

Auf Grund des Baues des Thallus und seiner ungeschlechtlichen Fortpflanzung lassen sich drei Familien unterscheiden.

1. Protococcaceen. Individuen einzeln oder in Familien vereinigt, cilienlos. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen, während vegetative Zelltheilung des Thallus fehlt.

2. Palmellaceen. Individuen cilienlos. Ungeschlechtliche Vermehrung durch vegetative Zweitheilung und durch Zoosporen.

3. Volvocineen. Individuen einzeln oder in Familien vereinigt, freischwimmend, und durch persistirende Cilien zeitlebens in Bewegung erhalten. Ungeschlechtliche Vermehrung durch vegetative Zweitheilung nicht vorhanden.

1. Familie: Protococcaceen.

Innerhalb der Familie der Protococcaceen lassen sich zwei Gruppen von Gattungen unterscheiden, je nachdem die Individuen vereinzelt leben oder colonieenweise vereinigt vorkommen. Die letzteren werden als »Coenobieen« oder nach ihrem Hauptvertreter *Hydrodictyon* als Hydrodictyaceen zusammengefasst, während die isolirt lebenden als »Eremobiae« bezeichnet werden.

a) Coenobieen (Hydrodictyaceen).

Bei den Hydrodictyaceen bestehen die Colonieen aus einem Complex von mehr oder minder zahlreichen einzelligen Individuen, welche — ursprünglich isolirt — erst später zu festverbundenen Gruppen von bestimmter Gestalt verwachsen, die AL. BRAUN »Coenobien« genannt hat. Das freischwimmende Coenobium hat entweder die Gestalt flacher Scheiben mit reihenförmiger *(Scenedesmus)* oder sternförmiger Anordnung *(Pediastrum*, Fig. 20 VI); in letzterem Falle können die Zellen bald lückenlos aneinander schliessen, bald kleinere Zwischenräume zwischen sich lassen, so dass die Scheibe zierlich gitterförmig durchbrochen erscheint. Oder aber die Zellen sind zu soliden Kugeln *(Sorastrum)* oder netzförmig durchbrochenen Hohlkugeln *(Coelastrum)* vereinigt, oder sie bilden ringsum geschlossene weitmaschige Netze von unregelmässiger Gestalt, wie bei *Hydrodictyon*, dem Wassernetz.

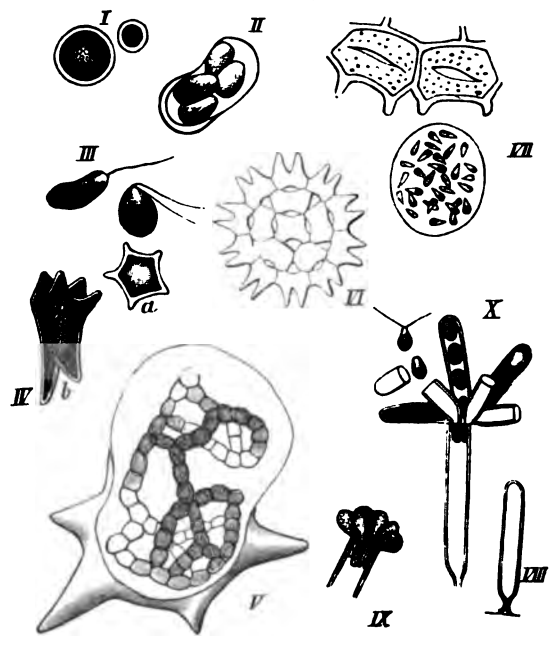
Die direkte Bildung neuer Coenobien erfolgt stets auf ungeschlechtlichem Wege und zwar bei den verschiedenen Gattungen in verschiedener Weise. Die Zellen, welche das neue *Coenobium* bilden sollen, entstehen bei *Hydrodictyon* durch simultane Theilung des gesammten Plasmas einer Coenobium-Zelle in 7000 bis 20000 Tochterzellen; bei den anderen Gattungen findet die Bildung der Tochterzellen durch succedane Zweitheilung statt und führt im höchsten Falle (bei *Pediastrum vagum)* zur Erzeugung von 128 Zellen.

Auch das fernere Verhalten der Tochterzellen ist ein verschiedenes: bei *Pediastrum* sind dieselben zweiwimperige Zoosporen, welche aus der aufreissenden Mutterzellmembran heraustreten, aber stets von der zu einer weiten Gallertblase

---

heimliche *Halosphaera viridis* und auch diese nur unvollkommen bekannt geworden: SCHMITZ, Halosphaera viridis. (Mittheilungen d. zool. Station zu Neapel. Band I. 1878.)

aufgeblähten innersten Membranschicht der Mutterzelle umhüllt bleiben (Fig. 20 VII). Innerhalb dieser Hülle schwärmen die Zellen umher und legen sich, zur Ruhe kommend, sofort zur Bildung eines neuen sternförmigen Coenobiums aneinander, während die umhüllende Gallertmembran später zu Grunde geht. Bei *Hydrodictyon* und *Coelastrum* sind die zur Bildung eines neuen Coenobiums bestimmten Tochterzellen gleichfalls Zoosporen, aber diese Zoosporen treten niemals als solche aus der Mutterzelle heraus, sondern kommen schon innerhalb derselben zur Ruhe. Die jungen Coenobien, zu denen sie sich dabei verbinden, vernichten erst bei ihrem späteren Wachsthum die Membran der Mutterzelle. Bei *Scenedesmus* endlich wird bei den Tochterzellen das Schwärmstadium völlig unterdrückt: in der Weise wie die Zellen durch succedane Zweitheilung innerhalb der Mutterzelle entstanden sind, bleiben die Zellen unbeweglich verbunden, so dass die Form der jungen Coenobien bereits durch die bei der Bildung der Tochterzellen innegehaltenen Theilungsrichtungen bestimmt ist. Das Wachsthum der Coenobien bei den Hydrodictyeen macht sich nur in einer Volumenzunahme der einzelnen Zellen, niemals aber durch nachträgliche Zelltheilungen geltend.



(B. 211.) Fig. 20.

Protococcaceen. I—V *Hydrodictyon utriculatum*. I Zygote. — II aus der keimenden Zygote entwickeln sich 4 Zoosporen. — III ein- und zweiwimperige Zoospore. — IV Polyeder. — V die Zoosporen im Innern des Polyeders haben sich zu einem rudimentären Netz vereinigt. — VI Scheibenf. Familie von *Pediastrum Ehrenbergi*. — VII Zoosporen von *Pediastrum granulatum* von der Gallertblase umschlossen. — VIII—X *Sciadium Arbuscula*. VIII junge Pflanze. — IX die Zoosporen bleiben ausschlüpfend in der Oeffnung hängen. — X Individuum der vorletzten Generation, das 6 Tochterindividuen erzeugt hatte. Die letzteren bilden freiwerdende Schwärmzellen.

Neben der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist bei *Hydrodictyon* (1873 von SUPPANETZ) geschlechtliche Befruchtung nachgewiesen worden und ein gleicher Vorgang, wenn er auch noch nicht beobachtet worden ist, wird für *Pediastrum* angenommen. Denn ausser den sofort zur Bildung von Coenobien zusammentretenden ungeschlechtlichen Zoosporen ist bei beiden Gattungen eine zweite Form von kleineren Schwärmzellen bekannt, welche nicht in einer Gallertblase eingeschlossen bleiben, sondern sich isoliren. Bei *Pediastrum* kennt man die weiteren Schicksale derselben noch nicht, aber die sonstigen Analogieen gestatten die Vermuthung, dass diese Schwärmzellen ebenso wie bei *Hydrodictyon* Geschlechtszellen sind. Bei *Hydrodictyon* entstehen in einzelnen Zellen des Coenobiums in ähnlicher Weise wie die ungeschlechtlichen Zoosporen 30000—100000 Gameten, welche bereits während des Ausschlüpfens zu zweien, dreien oder mehreren copuliren. Die abweichenden Angaben der Autoren, von denen

einen den freiwerdenden Gameten von *Hydrodictyon* zwei, andere vier Cilien zuschreiben, sind wol darauf zurückzuführen, dass die schon beim Austreten aus der Mutterzelle copulirten Gametenpaare vier und beziehentlich noch mehr Cilien besitzen, während die uncopulirten unter ihnen nur zwei Cilien aufweisen.

Nachdem die Zygote von *Hydrodictyon* zur Ruhe gekommen ist, vermag sie 4—5 Monate in einem Ruhezustand zu verharren (Fig. 20 I), ohne ausser einer langsamen Zunahme des Volumens irgend welche Veränderung zu zeigen. Nach der Winterruhe zerfällt der Inhalt der keimenden Zygote in zwei bis fünf grosse Zoosporen (Fig. 20 II), die bald eine, bald zwei Cilien haben (Fig. 20 III) und gewöhnlich schon nach wenigen Minuten zur Ruhe kommen. Dabei nehmen sie eine eigenthümlich polyedrische Gestalt an und wachsen an ihren Ecken in hornartige Fortsätze aus (Fig. 20 IV). Nachdem diese Zellen, die ihr Entdecker PRINGSHEIM als »Polyeder« bezeichnet hat, oft bedeutend an Volumen zugenommen haben, theilt sich nach einigen Tagen ihr Inhalt in eine nach der Grösse des Polyeders variirende Anzahl von Zoosporen. Bald darauf wird die äussere Schicht der stark verdickten Polyedermembran gesprengt und die Zoosporen, welche von der innern Membranschicht eingeschlossen aus dem Riss hervortreten, verbinden sich zu einem neuen oft noch sehr rudimentären *Hydrodictyon*-Netz (Fig. 20 V).

Wie man die freiwerdenden Schwärmzellen von *Pediastrum* für Gameten anzusprechen sich berechtigt hält, so glaubt man auch einen den *Hydrodictyon*-Polyedern entsprechenden Organismus mit der Gattung *Pediastrum* in Verbindung bringen zu dürfen: es sind das die Zellformen, welche NAEGELI 1849 zu der Gattung *Polyedrium* vereinigt hatte, einzellige polyedrische Organismen mit hornartigen Fortsätzen und von grosser Regelmässigkeit des Umrisses, von denen aber ausser ihrer äusseren Gestalt nichts bekannt ist.

b) Eremobiae.

Die freilebenden Protococcaceen schliessen sich, soweit man ihren Entwicklungsgang kennt, den Coenobieen eng an. Der Thallus der isolirt lebenden Individuen besteht häufig aus einer kurzgestielten cylindrischen oder keulenförmigen Zelle (Fig. 20 VIII), die an ihrem Gipfel nicht selten mit einer stachelförmigen Spitze versehen ist, und bei *Ophiocytium* S-förmig gebogen oder in mehreren Windungen spiralig eingerollt sein kann. Bei den endophytisch lebenden Formen finden sich bisweilen schlauchförmige Verlängerungen der Thalluszelle, deren Entstehung mit dem Eindringen der Zelle in das Innere der Gewebe der Wirthspflanze im Zusammenhang steht.

Die ungeschlechtliche Vermehrung — wo solche bei den isolirt lebenden Protococcaceen bekannt ist — findet wie bei den Coenobieen nur vermittelst Zoosporen statt, die bald auf dem Wege simultaner Zellbildung wie bei *Sciadium* und *Hydrocytium* erzeugt werden, bald durch succedane Zweitheilung der Mutterzelle entstehen wie bei *Characium*. Die Schwärmbewegungen der Zoosporen beginnen bei *Characium* in ähnlicher Weise wie beim Wassernetz bereits im Innern der Mutterzelle, aber sie endigen nicht in derselben, sondern die Zoosporen werden später frei. Der Austritt der Zoosporen erfolgt bei *Ophiocytium* und *Sciadium* abweichend von den anderen Gattungen so, dass die Spitze der Zelle durch einen ringförmigen Riss abgeschnitten und in Form eines Deckels abgeworfen wird (Fig. 20 X).

Während bei den übrigen Gattungen der isolirt lebenden Protococcaceen die einzelnen Zoosporen sich beim Freiwerden sofort zerstreuen und isolirt sich weiter

entwickeln, bleiben bei *Sciadium* die Schwesterzellen in eigenthümlicher Weise miteinander verbunden. Beim Ausschlüpfen aus der Mutterzelle bleiben dieselben am Rande der Austrittsöffnung haften (Fig. 20 IX) und entwickeln sich hier zu neuen Pflänzchen (Fig. 20 X). Indem dieser Prozess sich mehrfach wiederholen kann, entstehen Zellcomplexe — angeordnet in Form zusammengesetzter Dolden, — die man als Scheinfamilien bezeichnen kann. Von den Coenobien der Hydrodictyeen sind die Scheinfamilien von *Sciadium* in fundamentaler Weise dadurch unterschieden, dass sie nicht aus lauter gleichwerthigen Schwesterzellen, sondern aus einer Reihe von Generationen verschiedenen Alters bestehen, welche erst nach und nach auseinander hervorgegangen sind. Auch darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass nur die äussersten Astspitzen des doldig verzweigten Bäumchens aus lebensfähigen Zellen bestehen, alle übrigen Theile aber aus den entleerten, todten Membranen der im Fortpflanzungsprozess aufgegangenen Mutterzellen gebildet werden. Die Zahl der zu Scheinfamilien vereinigten Generationen von *Sciadium* ist eine nur eng begrenzte, indem bisher nur die Vereinigung von höchstens vier Generationen constatirt worden ist. Dabei lässt sich beobachten, dass die Grösse der einzelnen Individuen in einer Scheinfamilie von Generation zu Generation mehr abnimmt. Spätestens in der vierten Generation von Individuen erfolgt dann eine Entwicklung von Schwärmzellen, welche frei werden und ausschwärmen, so dass von der alten Scheinfamilie nur die Membranen übrig bleiben. Das abweichende Verhalten der freiwerdenden Schwärmzellen, die von den Individuen der jüngsten Generation einer Scheinfamilie erzeugt worden sind, gegenüber den zur Bildung der Scheinfamilien beitragenden Zellen der früheren Generationen lässt darauf schliessen, dass beide Arten von Tochterzellen verschiedene Rollen in dem Lebensgang der Alge spielen, und dass vielleicht die freiwerdenden Schwärmzellen von *Sciadium* nicht den Werth ungeschlechtlicher Schwärmsporen, sondern den von Planogameten haben. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird dadurch unterstützt, dass die ungeschlechtlich erzeugten Individuen in den Scheinfamilien von *Sciadium* thatsächlich von Generation zu Generation kümmerlicher werden, so dass es nahe liegt anzunehmen, dass die Steigerung der Wachsthumsenergie, welche sich in der ersten Generation einer neuen Scheinfamilie bemerkbar macht, einem inzwischen erfolgten Befruchtungsprozess verdankt wird.

Dass Copulation von Planogameten auch bei den isolirt lebenden Protococcaceen vorkommt, beweisen die endophytischen Gattungen *Endosphaera, Chlorochytrium* und *Phyllobium*, welche ihrem ganzen Entwicklungsgang nach den Protococcaceen zugerechnet werden müssen. — Der Thallus des *Chlorochytrium Lemnae*, die in den Intercellularräumen von *Lemna* lebt, ist eine runde oder eiförmige Zelle, die ihr gesammtes Plasma in Planogameten verwandelt. Die letzteren treten von einer Gallertblase umschlossen aus dem Thallus aus und copuliren noch in derselben miteinander. Die Zygote schwärmt noch eine Zeit und setzt sich dann auf der Epidermis von *Lemna*-Sprossen fest, um nach wenigen Tagen auszuwachsen und eine schlauchförmige Verlängerung zu entwickeln, die — zwei Epidermiszellen auseinander treibend — in das Innere des Sprosses eindringt. Das ganze Plasma der Zygote wandert in das vordere Ende des Schlauches, während das kurze zwischen den Epidermiszellen befindliche Stück nebst dem über die Epidermis vorragenden Membrantheil durch Zellstoffablagerung in ein solides Celluloseknöpfchen verwandelt wird. Die im Innern des *Lemna*-Gewebes heranwachsende Thalluszelle kann in derselben Vegetationsperiode zur Bildung neuer Planogameten schreiten und es können so mehrere Generationen unmittelbar hintereinander

folgen. Die Ueberwinterung findet in der Weise statt, dass die vegetative Zelle einen Dauerzustand eingeht; denn weder bei *Chlorochytrium* noch bei den anderen endophytischen Protococcaceen kann die Zygote ein Ruhestadium eingehen, da die Pflanze darauf bedacht sein muss, so schnell als möglich den Ort zu erreichen, wo sie allein gedeihen kann. — Der Entwicklungsgang der in den Blättern von *Potamogeton lucens* lebenden *Endosphaera* unterscheidet sich von *Chlorochytrium* dadurch, dass die Planogameten nicht unmittelbar von der vegetativen Zelle gebildet werden, sondern aus membranumhüllten Zellen entstehen, welche in der vegetativen Zelle angelegt werden und welche vielleicht mit den membranumhüllten bewegungslosen Sporen von *Botrydium* verglichen werden können.

Ueberhaupt stehen gerade die endophytischen Protococcaceen in Folge der Bildung eines wenn auch rudimentären schlauchförmigen Thallus durch Vermittelung der Gattung *Botrydium* den Siphoneen am nächsten. Jedenfalls geht die schlauchförmig verzweigte Entwicklung des Thallus des zwischen den Gefässen von *Lysimachia Nummularia* lebenden *Phyllobium dimorphum* weit über die sonstige Ausbildung des Protococcaceen-Thallus hinaus, wenn auch bei *Phyllobium* sich schliesslich das Plasma innerhalb des verzweigten Membranschlauches zu einer runden vegetativen Zelle zusammenzieht. An die Siphoneen *Codium* und *Bryopsis* erinnert *Phyllobium* auch in der Ausbildung von Planogameten von constant verschiedener Grösse: dass bei den kleinen und grossen Planogameten von *Phyllobium* der Geschlechtsunterschied schon vollständig entwickelt ist, darf aus dem Umstande gefolgert werden, dass bisher nur Copulation zwischen je einer kleinen und einer grossen Planogamete beobachtet worden ist.

Als selbständige Protococcaceen-Genera werden noch einige Organismen betrachtet, über deren Entwicklungsgang nur wenig oder gar Nichts bekannt ist und von denen man wenigstens zum Theil annehmen darf, dass sie keineswegs selbständige Species, sondern nur besondere Entwicklungsformen anderer Algen repräsentiren. Zu diesen problematischen Gattungen gehört das oben erwähnte *Polyedrium*. Die verschiedenen von NAEGELI aufgestellten Species enthalten dreieckige oder viereckige Zellen bisweilen mit gelappten Ecken und an den Ecken mit Stacheln versehen. Mit Rücksicht auf die Aehnlichkeit mit den *Polyedrium*-Species NAEGELI's hat PRINGSHEIM die eckigen Zellen, aus denen das erste rudimentäre Netz von *Hydrodictyon* hervorgeht, als »Polyeder« bezeichnet und zugleich die Vermuthung ausgesprochen, es möchten auch die *Polyedrium*-Species nur erste Entwicklungszustände gewisser Hydrodictyaceen sein.

Ferner gehört hierher diejenige Gattung, welcher die ganze Gruppe ihren Namen verdankt, die Gattung *Protococcus*. Unter die Species dieser Gattung rechnet man die oft in grosser Menge auftretenden isolirten grünen oder rothen Zellen, die ein langsames Wachsthum zeigen und endlich ihren Inhalt in zahlreiche Zoosporen verwandeln. Seitdem aber nachgewiesen ist, dass derartige *Protococcus*-Zellen in dem Entwicklungsgange zahlreicher höherer Algen auftreten können (vergl. pag. 235), ist es zweifelhaft geworden, ob es überhaupt selbständige *Protococcus*-Formen giebt, deren Entwicklungsgang abgeschlossen sein würde mit der Bildung von Zoosporen, welche, ohne jemals höhere Entwicklungsstadien zu zeigen, direct in neue ruhende *Protococcus*-Zellen überzugehen vermöchten.

BRAUN, Die Verjüngung in der Natur. — PRINGSHEIM, Ueb. Fortpflanzung von Coelastrum. Flora 1852.) — BRAUN, Algarum unicellularium genera nova vel minus cognita. Leipzig. 1855. — COHN, Ueb. d. Fortpflanzung v. Hydrodictyon utriculatum. (Entwgesch. microsc. Algen u. Pilze. Nova Acta Leop.-Carol. vol. XXIV.) — PRINGSHEIM, Ueb. d. Dauerschwärmer des Wassernetzes. (Monatsber. d. Berl. Akad. December. 1860.) — KLEBS, Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen. (Bot. Zeit. 1881.)

2. Familie: Palmellaceen.

Entwicklungsgeschichtlich unterscheiden sich die Palmellaceen von den Protococcaceen durch die Fähigkeit vegetativer Zweitheilung ihrer Zellen; habituell ausser-

dem meistens durch die dicken vergallerteten Membranen, welche die einzelligen Individuen zu einschichtig-häutigen Familien *(Tetraspora, Schizochlamys,* das blutrothe *Porphyridium)* oder zu wurmförmigen, verästelten Fäden *(Hydrurus)* oder auch zu formlosen Lagern vereinigt *(Palmella)*. Seltener sind die Membranen zart, wie z. B. bei *Pleurococcus*. Von den meisten zu den Palmellaceen gestellten Algen kennt man neben der äusseren Form nur den einen oder anderen vereinzelt beobachteten Entwicklungsvorgang, so dass ein klares Bild des ganzen Lebensganges bisher für keine *Palmellacee* gewonnen worden ist. Am genauesten bekannt geworden ist neuerdings die Gattung *Tetraspora*, bei der neben den beiden Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung durch vegetative Zweitheilung der Zellen und durch Zoosporen die Bildung von Zygoten durch Copulation gleichartiger Gameten beobachtet worden ist, der erste bekannte Fall eines Geschlechtsactes unter den Palmellaceen.

Unsere mangelhafte Kenntniss der Palmellaceen ist Anlass geworden, den Namen Palmellaceen auf eine Reihe von Algengattungen zu übertragen, denen man eine besser begründete systematische Stellung bisher nicht anzuweisen vermocht hat. Neben solchen selbständigen Algenformen wie *Dictyosphaerium*, *Eremosphaera*, *Raphidium*, figuriren unter den Palmellaceen häufig als Species der Gattungen *Palmella* und *Gloeocystis* die oben (pag. 235) erwähnten Palmella-Zustände verschiedener höherer Algen, in ähnlicher Weise, wie bei den Protococaceen die entsprechenden Protococcus-Zustände.

NAEGELI, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — REINKE, Ueb. Monostroma bullosum und Tetraspora lubrica. (PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Botan. XI.)

3. Familie: Volvocineen.

Die Familie der Volvocineen setzt sich aus einer Reihe von Gattungen des süssen Wassers zusammen, die sich dadurch auszeichnen, dass ihre vegetativen Zellen zeitlebens je 2 Cilien tragen, deren Schwingungen die freischwimmende Pflanze im Wasser in beständiger Rotation erhalten.

Der Plasmakörper der einzelnen Zellen ist meist mit Ausnahme einer an die ähnlichen Bildungen bei den Zoosporen erinnernden schnabelförmigen Zuspitzung, welche die beiden Cilien trägt, gleichmässig vom Chlorophyll grün gefärbt, das hier nicht an besondere Körner gebunden ist. Daneben kann bei einer Anzahl von Volvocineen auch ein rother Pigmentkörper, wie er zahlreichen Zoosporen eigen ist, vorkommen. Der durch die Cilien als vorderes Ende bezeichnete Theil des Plasmakörpers enthält bei *Volvox, Eudorina, Gonium, Chlamydococcus* und *Chlamydomonas* zwei pulsirende Vacuolen. Umgeben wird der Plasmakörper von einer Membran, welche an der Insertionsstelle der Cilien dem Plasma gewöhnlich dicht anliegt; gegen das hintere Ende der Zelle hebt sich die Membran bei manchen Gattungen mehr oder weniger auffällig von dem Plasmakörper blasenartig ab (Fig. 21 IX) und dann erstrecken sich bisweilen einzelne Plasmafäden durch den mit wässeriger oder gallertiger Substanz erfüllten Zwischenraum bis an die Membran. Bisweilen erscheint der Zusammenhang zwischen Membran und Plasma völlig aufgehoben und die selbständige Ausdehnung der Membran, welche auch dann noch fortzuschreiten vermag, kann nicht mehr auf die Ernährung von Seiten des Plasma zurückgeführt werden, sondern auf die zur Gallertbildung führende Quellung der Membran, zu der alle Volvocineen mehr oder weniger hinneigen und die es auch wol gestattet, dass die protoplasmatischen Cilien durch die Membran hindurch nach aussen hervortreten können. Aus so gebauten

Zellen bestehen alle Volvocineen und ihre in verschiedener Weise auftretende Anordnung bedingt die habituellen Verschiedenheiten zwischen den Gattungen. In den Gattungen *Chlamydomonas* (Fig. 21 IX—XI) und *Chlamydococcus* repräsentirt eine der geschilderten Zellen den ganzen Thallus der Alge, der in Folge seiner Bewegungsfähigkeit missbräuchlicher Weise bisweilen als Zoospore bezeichnet wird, obwol er, mit Membran umhüllt, die vollständig ausgebildete Pflanze darstellt. Bei den anderen Volvocineen-Gattungen besteht der Thallus aus mehreren, oft sehr vielen gleichgebauten Zellen und bei diesen Gattungen wird der ganze Pflanzenkörper nicht als ein einziges Individuum aufgefasst, sondern als eine Familie oder Colonie, die — einem Polypenstock vergleichbar — aus zahlreichen Einzelwesen zusammengesetzt wird (Fig. 21 I). Diese Auffassung der früher ihrer Bewegungsfähigkeit halber zu den Thieren gerechneten Volvocineen rührt von EHRENBERG (1833) her und an ihr wurde später auch von den Botanikern festgehalten, als man auf Grund von SIEBOLD's eingehenden Untersuchungen (1844) die Volvocineen als Pflanzen zu betrachten anfing. Inwiefern die thatsächlichen Verhältnisse mit dieser Auffassungsweise im Einklang oder im Widerspruch stehen, darauf wird weiter unten (pag. 284) näher eingegangen werden.

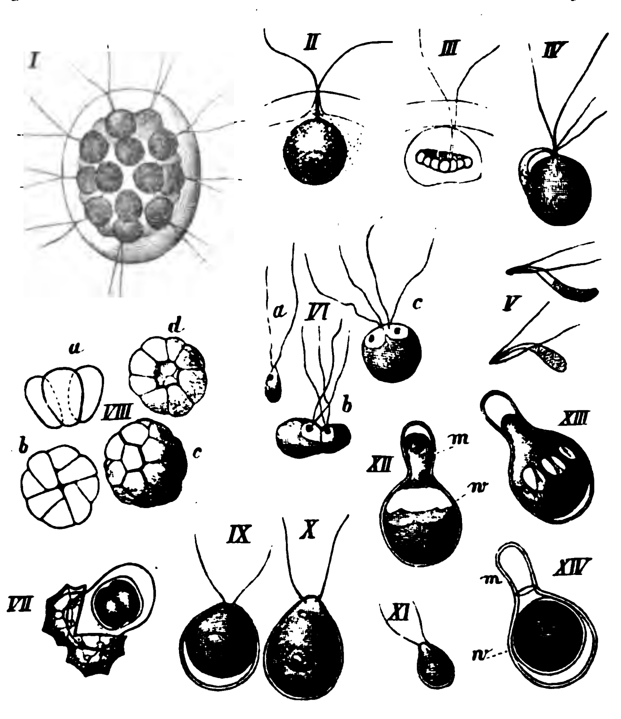


Fig. 21. (B. 212.)

Volvocineen. I Familie von *Eudorina elegans*. — II eine Zelle derselben. — III Bildung einer neuen Familie auf ungeschlechtlichem Wege; die junge Familie zunächst noch scheibenförmig. — IV Ei im Moment der Befruchtung. — V Spermatozoiden. — VI Copulation der Planogameten von *Pandorina Morum*. — VII Keimende Zygote von *Volvox globator*. — VIII junge *Volvox*-Familien aus Zygoten hervorgegangen. — IX ungeschlechtliche Pflanze von *Chlamydomonas pulvisculus*. — X Weibliche, XI männliche Pflanze von *Chlamydomonas pulvisculus*. — XII eine männliche und eine weibliche Pflanze nach dem Verwachsen. — XIII Uebertritt der männlichen Aplanogamete in die weibliche Zelle. — XIV fertige Zygote umhüllt von der Membran des weiblichen Individuums. I—V und IX—XIV nach GOROSCHANKIN; VI nach PRINGSHEIM.

Die Colonieen zeigen im ausgewachsenem Zustand bei den verschiedenen Gattungen habituell bedeutende Unterschiede, während die Entwicklung derselben sich als in hohem Grade übereinstimmend herausgestellt hat. Die Colonieen von *Gonium*, *Eudorina*, *Stephanosphaera* und *Volvox* entstehen durch wiederholte Zweitheilung einer Zelle in der Weise, dass die Summe der sämmtlichen Tochterzellen eine einschichtige Zellplatte darstellt. Bei den *Gonium*-Species, deren Colonieen von 4, 8 oder 16 Zellen gebildet werden, bleibt dieser flach-scheibenförmige Zustand zeitlebens erhalten. Bei den ursprünglich ebenso gebauten acht-

zelligen Familien von *Stephanosphaera* strecken sich die Zellen bedeutend in der Richtung senkrecht zur Ebene der Zellplatte und die ganze Familie nimmt einen kugelförmigen Umriss an. Bei *Eudorina* und *Volvox* ist die Zellenzahl einer Familie meist bedeutender: bei *Eudorina* (Fig. 21 I) beträgt sie gewöhnlich 16 oder 32, bei *Volvox* dagegen enthält eine Familie nach COHNS Berechnung gegen 12000 Zellen. Bei den beiden letztgenannten Gattungen liegen die Zellen einer Familie nur solange in einer Ebene, als die Familie erst aus wenigen Zellen besteht (*Eudorina* Fig. 21 III). Nach und nach krümmt sich die Scheibe bei fortschreitender Zelltheilung mehr und mehr, bis sie endlich die Form einer vollständig geschlossenen Hohlkugel angenommen hat (Fig. 21 I). Die Cilien tragenden Spitzen der Zellen sehen nach aussen, während die stumpferen Hinterenden gegen das Centrum der Kugel, gegen den in Folge der Membranquellung mit Gallerte erfüllten Hohlraum gewendet sind. Nur bei der Gattung *Pandorina* scheint vorläufig die Entwicklungsweise der Familie eine andere zu sein. Die kugelige *Pandorina*-Familie wird zusammengesetzt aus 16—64 keilförmigen Zellen, die mit ihrem hinteren Ende dem Centrum der Kugel zugekehrt sind und, ohne einen inneren Hohlraum freizulassen, zu einem soliden Körper von traubenförmigem Habitus zusammenschliessen. Wenn hier auch die äussere Form der Familie gegen die gleiche Entstehungsweise wie bei *Eudorina* und *Volvox* zu sprechen scheint, so wird doch vielleicht bei genauerer Kenntniss der Entstehung der *Pandorina*-Kugeln sich auch der Bau dieser Familien auf die typischen Entwicklungsvorgänge der übrigen Volvocineen zurückführen lassen.

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrungsweise ist bei den Volvocineen bekannt. Die ungeschlechtliche Vermehrung hat entweder ihren Sitz in sämmtlichen vegetativen Zellen oder aber sie findet (bei *Volvox*) nur in einzelnen Zellen der Familie statt. Aus jeder fortpflanzungsfähigen Zelle der Mutterfamilie geht in der oben dargestellten Weise durch Theilung des Inhalts je eine nach Gattung und Art aus einer verschiedenen Anzahl von Zellen bestehende neue Familie hervor und diese Tochterfamilien werden frei, indem die Mutterfamilie zu Grunde geht. Die sämmtlichen Zellen, die in einer Mutterzelle entstanden sind, bleiben auch, nachdem sie von der Membran ihrer Mutterzelle befreit sind, mit einander fest verbunden, mit Ausnahme der Gattungen *Chlamydomonas* und *Chlamydococcus*, bei denen die 2—8 Tochterzellen beim Freiwerden auseinander fallen und nun isolirt herumschwärmen. Bei aller Aehnlichkeit, welche diese isolirten Individuen mit den Zoosporen anderer grüner Algen haben, sind sie von letzteren doch aufs deutlichste dadurch unterschieden, dass sie bereits beim Freiwerden stets eine feste Zellmembran besitzen.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Volvocineen wiederholt sich eine kürzere oder längere Reihe von Generationen hindurch — bei *Chlamydococcus* und *Chlamydomonas* zeitweilig von Ruhezuständen unterbrochen — bis die Generationsreihe beim Beginn des Herbstes — oder, wenn ihr Standort dem Austrocknen ausgesetzt ist, entsprechend früher — durch das Auftreten geschlechtlicher Individuen und die Bildung einer überwinternden Zygote abgeschlossen wird.

So sehr die verschiedenen Gattungen der Volvocineen durch ihren Bau und die Art der Familienbildung sich als Glieder einer natürlichen Familie zu erkennen geben, so verschieden ist bei ihnen die Art und Weise der Befruchtung, die in allen oben (pag. 235) dargestellten Typen bei ihnen vertreten ist.

Bei *Volvox* und *Eudorina* ist die Differenzirung der Geschlechtszellen an

höchsten entwickelt und männliche und weibliche Zellen sind als Spermatozoiden und Eier auch habituell wesentlich verschieden.

Diejenigen Zellen der Familien, welche zu Oogonien werden, nehmen bei *Volvox* bedeutend an Volumen zu und ragen weit nach innen in den Hohlraum der rotirenden Familie hinein, während bei *Eudorina* der Unterschied zwischen den Oogonien und den ungeschlechtlichen Zellen nur ein sehr geringer ist. Bei der Reife hebt die quellende Membran des Oogoniums sich von dem zum Ei gewordenen Plasmakörper ab, an dem die Differenzirung eines Empfängnissfleckes nicht zu constatiren ist.

In den Zellen, welche die Spermatozoiden erzeugen sollen, gehen die Zelltheilungen in der gleichen Weise vor sich, als ob eine neue ungeschlechtliche Colonie gebildet werden sollte (Fig. 21 III), aber die Zellscheibe krümmt sich nicht zur Kugelform zusammen, sondern bleibt als flaches Täfelchen erhalten; dasselbe wird schliesslich aus mehr oder weniger zahlreichen gelblichen, langgeschnäbelten Spermatozoiden zusammengesetzt, die ihre beiden Cilien bei *Volvox* an der Basis des Schnabels, bei *Eudorina* (Fig. 21 V) an seiner Spitze tragen, und die endlich nach Auflösung der Mutterzellen frei werden. Bei *Eudorina* gelangen die Spermatozoiden nach GOROSHANKIN von aussen her bis an die Cilien tragende Stelle des Eies (Fig. 21 IV) und dringen hier in das Ei ein. Bei *Volvox*, bei dessen monöcischer Species die Spermatozoiden von dem Hohlraum der Familie aus die gequollenen Oogoniumwände durchbohren, ist das Eindringen der Spermatozoiden in das Ei noch nicht beobachtet worden. —

Bei *Pandorina* besteht der Befruchtungsact in einer Copulation von Planogameten, die dadurch von historischem Interesse ist, dass PRINGSHEIM an *Pandorina* den Prozess der Schwärmzellenpaarung entdeckt hat (1869). Die Gameten von *Pandorina* entstehen aus geschlechtlichen Familien, welche von dem letzten Glied einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen erzeugt werden und sich habituell kaum von jenen unterscheiden, ausser durch die geringere Anzahl ihrer Zellen. Die sämmtlichen Zellen einer gewöhnlich nur achtzelligen geschlechtlichen Familie erzeugen je eine Gamete, die aus der aufgequollenen Membran der Mutterzelle ausschlüpft. Zwei beliebige Gameten, bald zwei kleine, bald zwei grosse, bald eine kleine und eine grosse (Fig. 21 VI b c) verschmelzen im Copulationsprozess zur Bildung einer Zygote. Indessen scheint es, dass die beiden copulirenden Gameten aus verschiedenen Familien herstammen müssen.

An *Pandorina* schliessen sich in der Form des Befruchtungsprozesses wahrscheinlich die Gattungen *Stephanosphaera (Chlamydococcus?)*, *Gonium* und sicher einige Species von *Chlamydomonas*, z. B. *Chlamydomonas multifilis* an. Obwohl die Paarung der Schwärmzellen, welche bei allen gebildet werden, bei den erstgenannten Gattungen noch nicht beobachtet worden ist, so lässt doch das Verhalten gewisser Dauerzellen darauf schliessen, dass diese die aus der Gameten-Copulation hervorgegangenen Zygoten darstellen.

Nach zwei Richtungen hin von dem Prozess der Gameten-Copulation bei den genannten Volvocineen abweichend verhält sich nach GOROSHANKIN *Chlamydomonas pulvisculus*. Aus den einzeln lebenden ungeschlechtlichen Individuen, charakterisirt durch die am hinteren Ende der Zellen vom Plasmakörper sich abhebende Membran (Fig. 21 IX), erzeugt sich durch Zwei- oder Viertheilung eine Reihe von Generationen ungeschlechtlicher Individuen; erst später tritt die Bildung von Geschlechtsindividuen ein, die durch stärkere Entwicklung des Schnabels und die festanliegende Membran sich

von den geschlechtslosen Individuen unterscheiden. Die weiblichen Individuen (Fig. 21 X) entstehen zu zwei bis vieren in der Mutterzelle, die männlichen (Fig. 21 XI) zu je achten und dem entsprechend zeigen sich zwischen beiden Formen der Geschlechtsindividuen constante Grössenunterschiede. — Wenn beim Umherschwärmen eine männliche und eine weibliche Pflanze an einander stossen, bleiben sie mit den Schnäbeln an einander haften und verwachsen an den Spitzen unter Verlust ihrer Cilien (Fig. 21 XII). Die Membranen, welche die beiden Zelllumina trennen, werden resorbirt und das Plasma der männlichen Pflanze kriecht in die weibliche hinüber, deren Plasma sich an dem Hinterende der Zelle zusammengezogen hat. Allmählich findet die Verschmelzung beider Plasmakörper im Innern des weiblichen Individuums statt (Fig. 21 XIII) und nachdem dies geschehen, umgiebt sich die Zygote mit einer festen Membran (Fig. 21 XIV). Die leere Membran des männlichen Individuums bleibt noch längere Zeit deutlich erkennbar verwachsen mit der Membran des weiblichen Individuums, das die gebräunte Zygote umschliesst, bis die Membranen der copulirten Pflanzen zu Grunde geht. — Bei *Chlamydomonas* besteht der Befruchtungsprozess somit nicht in einer Copulation von Planogameten, sondern in einem Conjugationsprozess umhüllter Zellen, wie er bei den Conjugaten regelmässig stattfindet. Ausserdem ist bei *Chlamydomonas pulvisculus* bereits eine Differenzirung in äusserlich verschiedene männliche und weibliche Individuen eingetreten. Es unterscheidet sich daher *Chlamydomonas pulvisculus* von der *Chlamydomonas multifilis* so wesentlich, dass die künftige Vertheilung der gegenwärtigen *Chlamydomonas*-Species auf zwei gesonderte Gattungen nothwendig werden dürfte.

Die Keimung der Volvocineen-Zygote erfolgt erst nach längerer Ruhezeit, während der bei einigen Gattungen eine langsame Volumenzunahme beobachtet worden ist. Bei der Keimung von *Volvox globator* wird die mit stacheligen Verdickungen versehene Aussenschicht der Zygotenmembran gesprengt und der gewöhnlich noch ungetheilte Plasmakörper tritt daraus hervor, blasenartig umgeben von einer inneren starkgequollenen Schicht der Zygotenmembran (Fig. 21 VII). Der Zygoteninhalt verwandelt sich durch successive Zweitheilung in eine vierzellige (Fig. 21 VIII a von der Seite gesehen), dann in eine achtzellige Scheibe (Fig. VIII b), die bei weiter fortgesetzter Theilung sich krümmt (Fig. VIII c von unten gesehen), bis sie endlich zu einer Hohlkugel zusammenschliesst. Auf ihre Entstehungsweise deutet noch längere Zeit hindurch die in der Ansicht von oben (Fig. VIII d) hervortretende Lücke in der Kugeloberfläche hin. Während des Zelltheilungsprozesses findet eine ausgiebige Volumenzunahme der Zellen nicht statt, so dass die Zellen, je zahlreicher sie in Folge der Zelltheilungen werden, auch um so kleiner werden. Erst sehr spät nach Anlage aller Zellen erhalten die Kugeln durch die Ausbildung der Cilien selbständige Bewegungsfähigkeit und von da an besteht ihr weiteres Wachsthum nur in der Vergrösserung der vorhandenen Zellen. Es geht somit aus jeder *Volvox*-Zygote eine neue *Volvox*kugel hervor.

Bei *Pandorina* und *Stephanosphaera* entsteht bei der Keimung nicht direkt eine neue Familie, sondern der Inhalt der Zygote von *Pandorina* bildet sich zu einer, seltener zu zwei oder drei, bei *Stephanosphaera* zu 2—8 Zoosporen um. Aus diesen geht später je eine neue Familie hervor, die Anfangsglieder ebensovieler Reihen von Generationen bildend. —

Dass der mehrzellige Körper der Volvocineen nicht ohne weiteres als ein einheitliches Ganze, sondern als aus zahlreichen, morphologisch und physiologisch

selbständigen Individuen zusammengesetzt aufgefasst wird, beruht im Wesentlichen auf zwei Umständen: nämlich einmal auf der Beobachtung, dass bei zweifellosen Volvocineen wie *Chlamydomonas* und *Chlamydococcus* die ungeschlechtlich erzeugte Nachkommenschaft sich in einzelne Zellen auflöst und diese als selbständige einzellige Wesen fortzubestehen und sich fortzupflanzen vermögen; und zweitens auf der habituellen Aehnlichkeit, welche der Thallus gewisser Volvocineen mit demjenigen mancher Hydrodictyaceen aufweist. Wenn man von dem Mangel der Cilien bei den letzteren absieht, so lässt sich in der That *Pediastrum* etwa mit *Gonium*, die maschigen, sackförmigen Netze von *Hydrodictyon* mit den Hohlkugeln von *Volvox* vergleichen. Der Zellkörper eines *Pediastrum* oder *Hydrodictyon* kann nun aber thatsächlich als einheitliches Individuum nicht aufgefasst werden, da er erst durch Verwachsen ursprünglich isolirter Individuen zu Stande kommt. Da ein gleicher nachträglicher Verwachsungsprozess bei den Volvocineen sich nicht beobachten lässt, so scheint die Auffassungsweise zunächst ungerechtfertigt, welche den mehrzelligen Volvocineen-Körper als aus zahlreichen Individuen zusammengesetzt betrachtet. Und gegen diese Auffassung scheinen auch die speciellen Verhältnisse in der Vertheilung der Fortpflanzungszellen bei der Gattung *Volvox* zu sprechen. Der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen bei *V. minor* gewöhnlich vier, bei *V. globator* meist acht Zellen, die constant in so bestimmten Abständen auftreten, dass es nahe liegt, dieselben in Beziehung zu bringen mit den ersten Zellen der entstehenden *Volvox*-Kugel. Es scheint wahrscheinlich, dass aus jeder der vier, resp. acht ersten Zellen ein Zellcomplex hervorgeht, der nur eine einzige der ungeschlechtlichen Fortpflanzung fähige Zelle enthält, während alle übrigen fortpflanzungsunfähig sind. Aehnlich verhält es sich vielleicht auch mit den fast regelmässig in Achtzahl auftretenden Oogonien von *V. minor*. Eine so constante Differenzirung in fortpflanzungsfähige und fortpflanzungsunfähige Zellen scheint im Widerspruch zu stehen mit der Auffassung des *Volvox*-Körpers als einer aus gleichwerthigen Individuen zusammengesetzten Familie. Aber dieser Widerspruch ist nur ein scheinbarer; wie sich denn auch dieselben Verhältnisse in viel eclatanterer Weise im Thierreich wiederholen. Bei den Hydromedusen und speciell in der Gruppe der Siphonophoren werden die Polypenstöcke aus Individuen zusammengesetzt, die in ihrer Form ebenso verschieden sind, wie in ihrer physiologischen Bedeutung für das Leben des Polypenstockes, ohne dass man deshalb das physiologische Individuum, als das sich ein Siphonophorenstock darstellt, auch als ein morphologisches Individuum betrachtet. In derselben Lage befindet man sich aber *Volvox* gegenüber, und die regelmässige Differenzirung der Zellen einer *Volvox*-Kugel in fertile und sterile Zellen allein kann in keinem Falle den Beweis liefern gegen die Zusammensetzung des Volvocineen-Körpers aus einer Anzahl selbständiger Einzelwesen.

Auf der anderen Seite sprechen die sonstigen entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Volvocineen alle zu Gunsten derjenigen Auffassung, die bereits in der einzelligen *Clamydomonas*-Form das vollständige Volvocineen-Individuum erblickt und die mehrzelligen Volvocineenformen als Complexe selbständiger Einzelwesen betrachtet. Wenn ein nachträgliches Verwachsen ursprünglich isolirter Individuen bei den Volvocineen nicht nachweisbar ist, so muss daran erinnert werden, dass auch bei den Hydrodictyaceen in den Gattungen *Scenedesmus* die Coenobien so zu Stande kommen, dass zu keiner Zeit der Entwicklung ihre Zellen als isolirt nachzuweisen sind.

Das Auftreten der Cilien am Thallus der Volvocineen erscheint viel weniger

abnorm, wenn man in jeder einzelnen Zelle ein vollständiges Individuum erblickt. Bei keinem mehrzelligen Pflanzenkörper ist es bekannt, dass seine vegetativen Zellen Cilien entwickeln; wohl aber wissen wir, dass bei den meisten Algen im engeren Sinne bei der ungeschlechtlichen Vermehrung, soweit diese nicht auf vegetativer Zelltheilung beruht, ein jedes Individuum einen einzelligen durch Cilien charakterisirten Entwicklungszustand durchmachen muss. Bei fast allen übrigen Algen im engeren Sinn repräsentirt das Zoosporenstadium die jugendlichste Entwicklungsstufe des neuen Individuums; eine Entwicklungsstufe von kurzer Dauer, die bald verlassen wird, indem die Zoosporen zur Ruhe kommen und zu den mannigfachen Thallusformen auswachsen, unter denen die verschiedenen Algen den grössten Theil ihres Lebens zubringen. Bei den Volvocineen kennen wir keine ungeschlechtliche Vermehrung durch Zoosporen, wie dies namentlich auffällig bei den mehrzelligen Volvocineenformen hervortritt. Die ungeschlechtliche Vermehrung findet vielmehr mehrere Generationen hindurch so statt, dass aus den Mutterzellen ein mehrzelliger Zellkörper heraustritt, dessen sämmtliche Zelltheilungen bereits vollendet wurden, so lange er sich noch innerhalb seiner Mutterzelle befand, und dessen weitere vegetative Entwicklung ausserhalb der Mutterzelle sich nur noch auf die Volumenzunahme seiner Zellen beschränkt. Wollte man diesen Zellcomplex als ein einheitliches mehrzelliges Individuum auffassen, so würde man in den Volvocineen das einzige Beispiel einer gewissermassen lebendig-gebärenden Algenfamilie besitzen. Denn bei allen anderen Algen geht die Entwicklung des mehrzelligen Thallus ausserhalb der Mutterzelle vor sich, wenn auch die Keimung der Zoosporen mit Unterdrückung des Schwärmstadiums abnormerweise bisweilen bereits in der Mutterzelle beginnen kann. Die einzigen Algen, die in Bezug auf die schon innerhalb des Mutterorganismus beendete vegetative Entwicklung mit den Volvocineen sich vergleichen lassen, sind *Scenedesmus* und *Hydrodictyon* und gerade von letzterer Gattung wissen wir, dass das vielzellige Netz, das in der Mutterzelle erzeugt wird, aus ebensoviel ursprünglich isolirten Zoosporen zusammengewachsen ist.

Viel einfacher lassen sich daher die thatsächlichen Verhältnisse der Volvocineen bei dem Mangel isolirter Zoosporen dahin deuten, dass der Zellcomplex, der bei der ungeschlechtlichen Vermehrung innerhalb der Mutterzelle entsteht, und dessen Zellenzahl sich ausserhalb der Mutterzelle nicht mehr vermehrt, die mit einander im Zusammenhang bleibenden Zoosporen der Volvocineen darstellt. Während aber bei allen anderen Algenfamilien die Zoosporen sich isoliren, später zur Ruhe kommen und zu den specifischen Formen des späteren Thallus auswachsen, gehen die Zoosporen der Volvocineen durch Umhüllung mit Membran direkt in den Zustand der ausgewachsenen Pflanze über. So wird der Schwärmzustand, der bei den anderen Algen nur als ein Uebergangsstadium auftritt, von den Volvocineen zeitlebens beibehalten und die Entwicklung des einzelnen Individuums geht — ohne dass die äussere Gestalt der ehemaligen Zoospore später noch eine Veränderung erführe — über das primitivste Entwicklungsstadium anderer Algen nur durch die Bildung einer festen Membran hinaus. Die gehemmte Entwicklung des Thallus dürfte vielleicht mit dem frühzeitigen Verwachsen der Zoosporen-Aequivalente im Zusammenhang stehen, wenngleich freilich in den Gattungen *Chlamydococcus* und *Chlamydomonas* auch die isolirten Individuen auf der gleichen niedrigen Entwicklungsstufe des Thallus verharren. — Der Umstand, dass ja auch aus der Zygote von *Volvox* bei der Keimung sofort wieder ein mehrzelliger Körper hervorgeht, ist auf die

selbe Weise zu erklären, wie die Bildung der mehrzelligen Volvocineen-Familien bei der ungeschlechtlichen Vermehrung: denn auch aus den Zygoten von *Coleochaete, Oedogonium, Sphaeroplea* und anderer Algen treten die jungen Individuen als Zoosporen in Mehrzahl aus. Bei *Volvox* bleiben auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung die aus der Zygote entwickelten Keimpflänzchen fest mit einander verbunden, anstatt sich als Zoosporen zu isoliren.

COHN, Entwgesch. d. Gattung Volvox. (COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. I.) — KIRCHNER, Zur Entwgesch. des Volvox minor. (COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. III.) — GOROSHANKIN, Die Genesis bei den Palmellaceen, Versuch einer vergl. Morphologie der Volvocineae. (Nachrichten d. Kais. Gesellschaft für Naturw. etc. Moskau. Bd. XVI. 1875.) — PRINGSHEIM, Ueber Paarung der Schwärmsporen, die morph. Grundform d. Zeugung im Pflanzenreich. (Monatsber. d. Berl. Akad. Oct. 1869.) — CIENKOWSKI, Ueb. einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. (Bot. Zeit. 1865.) — AL. BRAUN, Ueber einige Volvocineen. (Bot. Zeit. 1875.) — ROSTAFINSKI, Beob. über Paarung von Schwärmsporen. (Bot. Zeit. 1871.) — ROSTAFINSKI, Quelques mots sur l'Haematococcus lacustris. (Mém. de la Soc. nat. des Sc. nat. de Cherbourg. 1875. Tome XIX.) — COHN, Ueber eine neue Gattung aus d. Familie der Volvocineen. (SIEBOLD u. KÖLLIKER, Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. IV. 1853.) — COHN u. WICHURA, Ueber Stephanosphaera pluvialis. (Nov. Act. Ac. Leop.-Carol., Vol. XXVI.) — REINHARDT, Die Copulation der Zoosporen bei Chlamydomonas pulvisculus. (Arbeiten d. Naturf. Gesellschaft an der Universität Charkoff. Bd. X. 1876.) — EHRENBERG, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. 1838. Pag. 49—71.

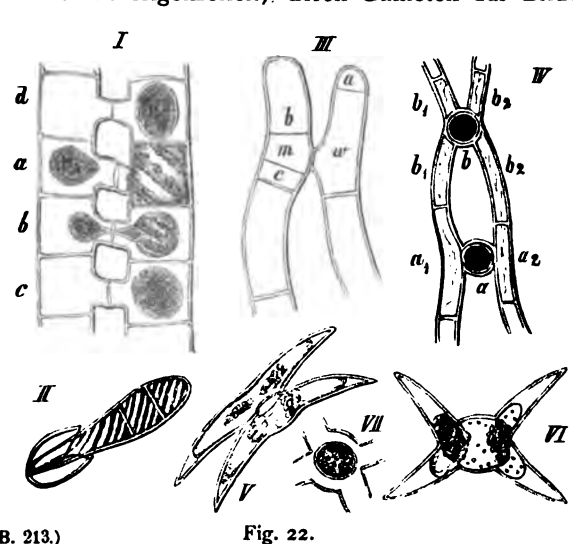
5. Ordnung: Conjugaten.

Die Conjugaten sind einzellige Süsswasser-Algen, welche nach ihrer stets in derselben Richtung erfolgenden vegetativen Zweitheilung in Form von fadenförmigen Familien vereinigt bleiben oder seltener — und nur in der Familie der Desmidiaceen — sich von einander trennen und isolirt leben.

Während sonst bei allen Algen die Befruchtung zwischen zwei schwärmenden Sexualzellen stattfindet oder wenigstens die befruchtende männliche Zelle noch als Schwärmzelle auftritt, die mit Hilfe von schwingenden Cilien sich fortbewegt, wenn auch die weibliche Zelle ihre Bewegungsfähigkeit ganz oder doch zur Zeit der Empfängnissfähigkeit eingebüsst hat, — so ist dagegen bei den Conjugaten jede Schwärmerbildung unterdrückt und an ihre Stelle bei den sexuellen Vorgängen eine eigenthümliche kriechende Bewegung getreten, die besonderer Organe zur Fortbewegung der membranlosen Zelle nicht bedarf. Die Gameten der Conjugaten, welche stets einzeln in einer vegetativen Zelle sich entwickeln und im Gegensatz zu den schwärmenden Gameten oder Planogameten als Aplanogameten bezeichnet werden können, stehen auf sehr verschiedener Höhe der Ausbildung. Ihren höchsten Entwicklungsgrad erreichen sie bei den Zygnemaceen, wo sie aus dem gesammten Plasma einer vegetativen Zelle entstehen, das sich unter bedeutender Wasserausstossung zu einem rundlichen oder ellipsoidischen Körper contrahirt (Fig. 22 I a). Auch bei den Desmidiaceen wird das gesammte Plasma einer Zelle zur Bildung der Aplanogamete verbraucht, aber als Gamete fungirt hier der ganze unveränderte Plasmaleib der Zelle (Fig. 22 V). Bei den Mesocarpeen endlich wird nur ein Theil des Plasmas der vegetativen Zelle als Gamete verwendet und dieser ist zur Zeit der Befruchtung noch nicht einmal von dem übrigen Plasma gesondert. In allen Fällen entbehren die Aplanogameten der Conjugaten in übereinstimmender Weise wie der Cilien so auch der Differenzirung einer bestimmten Region, die als Homologon des Schnabels bei schwärmenden Gameten oder des Empfängnissfleckes der ruhenden Eier betrachtet werden könnte.

Dem eigentlichen Befruchtungsprozess, der Copulation der Aplanogameten

geht bei allen Conjugaten eine Erscheinung voraus, die man als Jochbildung oder Conjugation bezeichnen kann, wenngleich man unter der letzteren Bezeichnung ehemals die Gesammtheit der Vorgänge beim Befruchtungsprozess der Conjugaten verstand. Die Jochbildung oder Conjugation besteht in einem Verwachsen der beiden Algenzellen, deren Gameten zur Bildung einer Zygote miteinander verschmelzen sollen und zwar findet das Verwachsen zu einer Zeit statt, wo die Ausbildung der Gameten noch nicht begonnen hat. Jede der beiden vegetativen Zellen treibt zu dem Zweck seitlich einen kurzen schlauchartigen Fortsatz; diese beiden Ausstülpungen stossen mit ihren Spitzen aufeinander und verwachsen hier (Fig. 21 I). Später werden dann die trennenden Membranen an der Verwachsungsstelle resorbirt und nach Auflösung dieser Scheidewand ein Copulationscanal gebildet, welcher eine ununterbrochene Communication zwischen den beiden bei der Conjugation betheiligten Zellen herstellt. Innerhalb der so entstandenen H-förmigen Doppelzelle findet die Copulation der Gameten statt, die somit niemals in das umgebende Wasser ausschlüpfen, sondern während der ganzen Zeit ihrer Existenz von den Membranen der beiden Mutterzellen umschlossen bleiben. — Der charakteristische Habitus der durch die Bildung des Copulationscanales den zur Zygotenbildung schreitenden Conjugatenzellen verliehen wird, ist die Ursache gewesen, dass der Conjugationsprozess schon sehr früh bekannt geworden ist, wenngleich man sich lange gesträubt hat, in den Vorgängen, die er einleitet, einen Befruchtungsprozess zu sehen.



(B. 213.) Fig. 22.

I Leiterförmig conjugirte Fäden einer *Spirogyra*, a Aplanogamete, b (oogame) Copulation der Gameten, c und d jüngere und ältere Zygote. — II keimende Zygote. — III Conjugirte Zellen von *Sirogonium*, b + m + c und a + w die ursprünglichen vegetativen Zellen, w weibliche, m männliche Zelle. — IV Conjugirte Fäden von *Mougeotia calcarea* mit isogamer Copulationsweise; Zygote im Copulationscanal, der bei a durch zwei Wände gegen die conjugirten Zellen a_1 und a_2, bei b durch vier Wände gegen die beiden Hälften von b_1 und b_2 abgegrenzt wird. — V—VII Conjugation von *Closterium*. (I, III, V—VII nach DE BARY, II nach PRINGSHEIM, IV nach WITTROCK.)

Wenn auch die Conjugaten äusserlich durch ihren Befruchtungsprozess und speciell durch die eigenthümliche Erscheinung der Conjugation von allen andern Algen sich wesentlich unterscheiden, so ist doch der Umstand, dass die gleiche Form des Befruchtungsprozesses, wenn auch isolirt, in der Familie der Volvocineen bei *Chlamydomonas pulvisculus* auftritt, während die Volvocineen sonst die typischen Befruchtungsformen der übrigen Chlorophyceen zeigen, ein deutlicher Fingerzeig dafür, dass man den Befruchtungsact der Conjugaten nur als eine Modification des von den übrigen Chlorophyceen vertretenen Befruchtungstypus zu erblicken hat und eine Trennung der Conjugaten von den übrigen Chlorophyceen auf Grund des Befruchtungsactes nicht möglich ist. Die eigenthümliche Verwachsung

bei der Conjugation ist wahrscheinlich erst eine Anpassungserscheinung, die durch die Unfähigkeit selbständiger Ortsveränderung bei den Conjugatengameten nothwendig wurde.

Wie bei der sexuellen Fortpflanzung kommt Schwärmzellen-Bildung auch bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Conjugaten nicht vor. Die ungeschlechtliche Vermehrung beruht lediglich auf der vegetativen Zweitheilung der Individuen und wird erst durch die Bildung der überwinternden Zygoten abgeschlossen. Fortpflanzungszellen, welche man den Zoosporen der anderen Chlorophyceen parallel setzen könnte, finden sich nur bei der Keimung der Zygoten: während bei den andern Chlorophyceen, deren Zygoten mehrere Keimpflanzen erzeugen, letztere als Zoosporen frei werden, treten sie bei den Desmidiaceen als unbewegliche Zellen auf. Wie bei anderen Chlorophyceen zwischen Planogameten und Zoosporen ein Parallelismus der Organisation besteht, so wiederholt sich die gleiche Erscheinung bei den Conjugaten zwischen den Aplanogameten und den unbeweglichen Keimzellen der Desmidiaceen.

1. Familie: Zygnemaceen.

Die Zygnemaceen-Zellen haben cylindrische Form und bleiben nach ihrer ungeschlechtlichen Vermehrung durch Theilung zu unverzweigten Zellfäden vereinigt, die gesellig vorkommend untergetauchte Watten bilden. Seltener leben sie auf feuchter Erde *(Zygogonium)* und dann zeigen sie meist an Stelle der frischgrünen Farbe der Wasserformen eine gelb- bis purpurbraune Färbung.

Bei der Cultur der Zygnemaceen lassen sich eigenthümliche Bewegungserscheinungen der Fäden beobachten, die auf dem ungleichen Wachsthum der Längswände der Zellen beruht. Das letztere verursacht Krümmungen der Fäden, die es ermöglichen, dass einzelne Theile der Fäden aus dem Wasser emporgehoben werden. So vermögen die Fäden nicht nur am Rande der Culturgefässe aufzusteigen, sondern sie können auch bei genügend feuchter Atmosphäre frei über den Wasserspiegel sich aufrichten und wo letzteres von vielen Fäden gleichzeitig geschieht, kommen aufrechte Büschel zu Stande, die bis zu 3 Centim. Länge in die Luft hinein ragen können.

Die Zellen der meisten Zygnemaceen zeigen unter dem Microscop in Folge der eigenthümlichen Vertheilung des Chlorophylls in ihnen ein sehr charakteristisches Bild. Entweder ist das Chlorophyll an zwei sternförmige Plasmakörper, welche in der Achse der Zelle liegen *(Zygnema, Zygogonium)* oder an bandartige Platten gebunden. Sehr häufig übertreffen die chlorophyllhaltigen Plasmabänder die Länge der Zelle um ein Bedeutendes und dann sind sie zu einer Spirale zusammengerollt, deren Windungen den Längswänden der Zelle anliegen. Solcher Spiralbänder können bei vielen Arten 2—4 nebeneinander in einer Zelle vorkommen (vergl. Fig. 22 I und II). Seltener findet sich eine kürzere Chlorophyll-Platte in der Zelle axil gestellt.

Auch die beiden Enden der Zellen zeigen bei manchen Zygnemaceen eine charakteristische Eigenthümlichkeit. Es wächst nämlich der mittlere Theil der kreisrunden Scheidewände bedeutend in Richtung der Fläche. Dieses führt aber in dem mittleren Theil der Wand zu einer Spaltung in zwei Lamellen, von denen jede sich in die angrenzende Zelle in Form einer Membranfalte einstülpt.

Bei der Zweitheilung der Zellen, in der bei den Zygnemaceen wie bei allen Conjugaten die ungeschlechtliche Vermehrung besteht, wird die Membran, welche die beiden Tochterzellen von einander scheidet, in Form einer Ringleiste

angelegt, die allmählich nach innen wächst. Die Tochterzellen bleiben miteinander verbunden und die Fäden würden deshalb bei der ausgiebigen Zelltheilung während des Sommers zu enormer Länge heranwachsen, wenn nicht in unregelmässiger Weise längere oder kürzere Fadenstücke von Zeit zu Zeit abbrächen Dieses Zerbrechen der Fäden wird erleichtert durch die Spaltung und Faltenbildung an den Zellenden, deren eingeschobene Membranstücke bei der Gelegenheit ausgestülpt werden. Der Unterschied in dem Breitendurchmesser der eingestülpt gewesenen Membranpartie wird bald durch das weitere Wachsthum ausgeglichen.

Während die Zygnemaceen gegen etwaiges Austrocknen ihrer Standorte während des Sommers sich bisweilen schützen können durch die Verwandlung der vegetativen Zellen in Ruhezellen, die durch reichen Inhalt an plastischen Stoffen und gewöhnlich durch verdickte Membranen ausgezeichnet sind, sind die Zygoten die einzigen Zellen, welche auch den Winter überdauern.

Die Vorbereitungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung finden bei den Zygnemaceen gewöhnlich gleichzeitig in zahlreichen oder allen Zellen benachbarter Fadenstücke statt, welche bei der Conjugation — durch die Copulationscanäle an zahlreichen Stellen verbunden — schliesslich zu leiterförmigen Fadenpaaren miteinander verwachsen (Fig. 22 I).

Nachdem die Conjugation der Membrantheile vollzogen ist, contrahirt sich das Plasma der beiden conjugirten Zellen zur Bildung je einer Gamete (Fig. 22 I a). Nachdem die Differenzirung der Gamete unter bedeutender Wasserabgabe erfolgt ist, enthalten die beiden Membranen neben den im Mittelraum der Zelle liegenden Gameten nur noch Wasser oder wässrige Lösung, aber kein weiteres Plasma mehr, und hierdurch unterscheidet sich das Verhalten der conjugirenden Zellen bei den Zygnemaceen wesentlich von denen der Mesocarpeen. Der Copulationscanal giebt die Richtung für die Bewegung an, welche die Gameten einzuschlagen haben, um mit Sicherheit auf eine andere Gamete zu treffen.

Es lässt sich nun auch bei den Zygnemaceen eine ähnliche Steigerung der sexuellen Verschiedenheit constatiren wie diese für andere Familien resp. Ordnungen der Chlorophyceen nachgewiesen ist, indem nämlich isogame und oogame Befruchtung neben einander vorkommt. In ihrer äusseren Gestalt sind freilich beide copulirende Gameten bei den Zygnemaceen gleich, aber ihre Betheiligung an dem Befruchtungsact kann eine verschiedene sein. Bei *Zygogonium* verhalten sich noch beide Gameten völlig gleich, sie bewegen sich beide gegeneinander und vereinigen sich auf halbem Wege in der Mitte des Copulationskanales zur Zygote. Bei *Zygnema* und *Spirogyra* dagegen bleibt die eine (weibliche) Gamete unbeweglich liegen und wird von der aus der anderen Zelle herüberschlüpfenden (männlichen) Gamete befruchtet (Fig. 22 I). Gewöhnlich pflegt die gleiche Art der Betheiligung der Gameten an dem Befruchtungsact sich durch sämmtliche Zellen eines Fadenstückes zu wiederholen, indem alle Zellen desselben Fadens entweder nur männliche oder nur weibliche Gameten erzeugen. Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Zygnemaceenfäden ist aber in der That nicht so scharf ausgeprägt, dass er die Befruchtung zwischen zwei Zellen desselben Fadens unmöglich machen könnte. Bei den schon oben erwähnten Krümmungen der Zygnemaceen-Fäden kommt es nicht selten vor, dass Conjugation stattfindet zwischen den obersten und den untersten Zellen desselben Fadenstückes, ja bei dünnen *Spirogyra*-Fäden kommt es sogar vor, dass unmittelbar benachbarte Zellen mit einander copuliren. In letzterem Falle wird aber nicht etwa, wie

es am einfachsten wäre, die Scheidewand zwischen beiden Zellen direkt resorbirt, sondern es bilden sich an den aneinandergrenzenden Enden zweier Zellen seitliche Auszweigungen, welche zur Herstellung eines normalen Copulationsschlauches führen. Derartige Fäden mit Copulation zwischen benachbarten Zellen bildeten früher die selbständige Gattung *Rhynchonema*, deren Species aber als identisch mit entsprechenden leiterförmig conjugirten *Spirogyra*-Fäden nachgewiesen und dem entsprechend der Gattung *Spirogyra* wieder eingereiht worden sind.

Während sich bei *Zygnema* und *Spirogyra* ein verschiedenes Verhalten nur in ihrer Function bei der Befruchtung ausspricht, giebt es eine Zygnemaceen-Gattung, in welcher die Verschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Gameten sich auch bereits constant zurückerstreckt auf die Zellen in welchen die verschiedenen Gameten erzeugt werden, nämlich die Gattung *Sirogonium*. Nachdem hier nämlich die Conjugation in normaler Weise erfolgt ist, contrahirt sich das Plasma der beiden Zellen nicht sofort zur Gametenbildung, sondern es treten in beiden Zellen Theilungen ein, welche zu einer Zerlegung der beiden conjugirten Zellen in 2—3 Tochterzellen führen (Fig. 22 III b + m + c und a + w). Dabei zeigt sich der constante Unterschied, dass die Zelle, welche die unbewegliche weibliche Gamete erzeugen soll und in der später die ausgebildete Zygote liegen wird, von Anfang an grössere Dimensionen besitzt als die Mutterzelle der männlichen Gamete. Es wird nämlich bei der Bildung der weiblichen Gameten-Mutterzelle (w) nur ein kleines Stück der vegetativen Zelle abgeschnitten (a), bei der Bildung der entsprechenden männlichen Zelle (m) im andern Faden dagegen wird entweder eine grössere oder zwei kleinere (b und c) sterile Zellen abgeschnitten. Dementsprechend ist hier auch die männliche Gamete bereits constant kleiner als die ruhende weibliche Gamete.

Die Angehörigen der isogamen und der oogamen Befruchtungsstufe unter den Zygnemaceen lassen sich auch noch später nach vollzogner Befruchtung unterscheiden durch die Lage der Zygoten. Denn da die letzteren ihren Platz nicht verändern, sondern an dem Ort ihrer Entstehung liegen bleiben, so findet man bei den isogamen Zygnemaceen *(Zygogonium)* die Zygote in der Mitte des Copulationscanals, bei den oogamen Zygnemaceen *(Spirogyra, Zygnema, Sirogonium)* dagegen innerhalb der weiblichen Zelle liegen.

Wie es bei den Chlorophyceen mit Copulation von schwärmenden Gameten vorkommt, dass nicht immer nur zwei Gameten mit einander zur Zygote verschmelzen, so kann es auch bei den Zygnemaceen vorkommen, dass an eine Zelle des einen Fadens die Conjugationsfortsätze zweier Zellen eines anderen Fadens ansetzen und später aus der Vereinigung von drei Gameten eine Zygote entsteht. Umgekehrt kann es aber auch vorkommen, dass eine Aplanogamete unbefruchtet bleibt und trotzdem sich mit Membran umgiebt wie normal entwickelte Zygoten. Solche Scheinzygoten wurden früher, als man das Produkt der geschlechtlichen Befruchtung der Conjugaten noch als Zygospore bezeichnete, zum Unterschied davon »Azygosporen« genannt.

Wenn nicht schon vorher während der Contraction des Plasmas zur Gamete die charakteristische Chlorophyllvertheilung der vegetativen Zelle alterirt worden war, so pflegt dieselbe spätestens nach der Vereinigung der Gameten zur Zygote ihr Ende zu erreichen. Das Chlorophyll vertheilt sich gleichmässig in der ganzen Zygote und die beiden Zellkerne der Gameten bilden durch Verschmelzung den Zellkern der Zygote, nachdem schon vorher die Zygote mit einer Membran sich umgeben hatte, die späterhin eine Differenzirung deutlich verschiedener Schichten

erkennen lässt. So ist die nun gleichmässig gefärbte Zygote, in der inzwischen alle Stärke in Oel verwandelt worden ist, fertig entwickelt, um dem etwaigen Austrocknen und der Kälte des Winters widerstehen zu können.

Bei der Keimung werden die Aussenschichten der Membran gesprengt, der Inhalt der Zygote, von der innersten Membranlamelle umgeben, streckt sich fadenförmig in die Länge (Fig. 22 II) und theilt sich zunächst in zwei Zellen. Diese beiden Zellen verhalten sich in sofern abweichend in ihrem ferneren Verhalten, als nur die eine derselben sich theilt und so zur Mutterzelle des sich entwickelnden Fadens wird. Die andere bleibt ungetheilt und erscheint auch habituell von den vegetativen Fadenzellen abweichend, indem sie gewöhnlich nach Art der als Wurzelzelle functionirenden Basalzelle anderer Algen zugespitzt und chlorophyllärmer ist. Auf die Bedeutung dieser Zelle, die thatsächlich niemals als Haftorgan dient, wird unten (pag. 296) noch zurückgekommen werden.

2. Familie: Desmidiaceen.

Die Desmidiaceen sind einzellige Algen, welche isolirt oder zu fadenförmigen Familien vereinigt stehende Gewässer und vorzugsweise Torfmoore bewohnen. Die Form ihrer Zellen ist bei ihrer oft scharfen Differenzirung in zwei symmetrische Hälften eine meist sehr charakteristische. In den einfacheren Fällen haben die Zellhälften die Form zugespitzter oder abgestumpfter Kegel, die mit ihrer breiten Grundfläche aufeinander stehen, so dass die ganze Zelle eine spindelförmige (und dabei oft gekrümmte) Form hat (vergl. *Closterium* Fig. 22 V) oder tonnenförmige Gestalt annimmt. In anderen Fällen sind die beiden Zellhälften mannigfaltig ausgebuchtet und gelappt, aber stets so, dass die eine Hälfte das genaue Spiegelbild der andern Hälfte ist. Bei *Cosmarium* (Fig. 23 I) ist die Gestalt der beiden Zellhälften, wenn man von einer in der Profilansicht (Fig. 23 III a) hervortretenden seitlichen Zusammendrückung absieht, eine etwa halbkugelige und die beiden Zellhälften werden nur durch einen schmalen Isthmus miteinander verbunden. Diese Halbirung der Zellen durch eine tiefe Einschnürung oder eine flachere Furche verleiht den meisten Desmidiaceen ihren charakteristischen Habitus. Hand in Hand mit der symmetrischen äusseren Form der festen Membran geht auch der Bau des plasmatischen Zellleibes. In der für die einzelnen Gattungen charakteristischen Form und Vertheilung der Chlorophyllkörper zeigen die Desmidiaceen verwandte Erscheinungen wie die Zygnemaceen, wie sich denn auch in dem gesammten Verlauf der Entwicklung die nächste Verwandtschaft zwischen beiden Familien ausspricht.

Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt auf dem Wege vegetativer Zelltheilung und zwar tritt letztere in stets gleicher Richtung auf, so dass sie da, wo die Tochterzellen nach der Theilung mit einander verbunden bleiben, zu einer fadenförmigen Aneinanderreihung der Individuen führt. Wo die Individuen sich nachher isoliren, bleiben sie doch oft noch locker gruppenweise durch die Gallertbildung vereinigt, zu der die Membran der Desmidiaceen ebenso wie die der Zygnemaceen vielfach hinneigt. Da die Theilung der Desmidiaceen stets so erfolgt, dass durch die Theilungsebene die Zelle in ihre beiden symmetrischen Hälften zerlegt wird, deren Gestalt in Folge ihrer derben Membran unveränderlich ist, so ist es nöthig, dass jede der beiden Hälften durch die Neubildung einer zweiten Hälfte sich wieder zu der früheren Gestalt ergänzt.

Besonders eigenthümlich gestaltet sich der Zelltheilungsprozess bei den tiefer geschnittenen Formen, als deren Typus die Gattung *Cosmarium* (Fig. 23) betrachtet

werden kann. Die äussere derbe Membranlamelle der zur Theilung sich anschickenden Algenzelle wird in der Einschnürung durch einen Ringriss gesprengt und indem die zarte innere Membranlamelle, welche die ringförmige Spalte schliesst, in Richtung der Längsachse der Zelle wächst und dadurch den verbindenden Isthmus zwischen beiden Zellhälften verlängert, rücken die beiden ursprünglichen Zellhälften auseinander. Innerhalb des Isthmus tritt dann die Scheidewand auf (Fig. 23 II), welche später in zwei Lamellen sich spaltet und so die Isolirung der beiden Tochterindividuen gestattet. Es besteht jetzt jede der beiden Tochterzellen aus zwei verschiedenen Theilen, einer Hälfte, welche von der Hälfte der derben Mutterzellenmembran umthüllt ist, und einer kleineren zartwandigen Hälfte, die mit der Zeit zur Grösse der älteren Hälfte heranwächst.

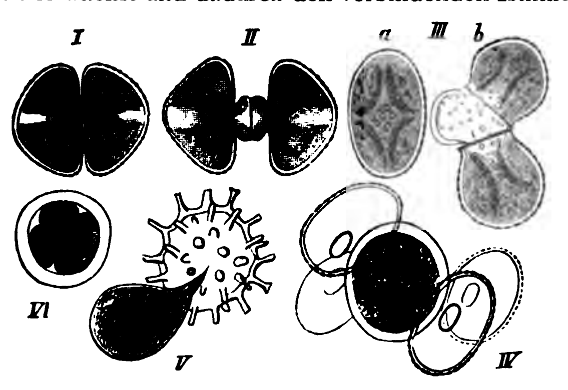


Fig. 23. (B. 214.)

I *Cosmarium Botrytis*. — II vegetative Zelltheilung. — III Conjugation zweier über's Kreuz gestellter Individuen. — IV junge Zygote im Copulationscanal, der sich gegen die leeren Membranhälften der Elternzellen abgrenzt. — V ausgebildete Zygote im Moment der Keimung. — VI Entstehung der beiden über's Kreuz gestellten Keimlinge aus dem Inhalt der Zygote. — Nach DE BARY (300).

Zugleich findet auch eine Theilung resp. Umordnung der Chlorophyllkörper statt, so dass auch der Bau der Plasmazelle wieder dem der alten Zelle vor Beginn der Theilung entspricht. Die Membran nimmt endlich auch die Beschaffenheit der ausgewachsenen Desmidiaceenmembran an: sie bedeckt sich dabei oft mit warzenförmigen oder stachligen Ausbuchtungen, in welche anfangs das Plasma der Zelle hineinragt, bis dasselbe durch die Verdickung der Membran daraus verdrängt wird und die Ausbuchtungen den Charakter solider Membranverdickungen annehmen. Bei solchen Desmidiaceenformen, welche wie in der Gattung *Closterium* in der Mitte am breitsten sind, erfolgt die Bildung der trennenden Scheidewand an der Stelle des grössten Querschnittes ohne dass vorher ein Aufreissen der Membran und ein Auseinanderrücken der beiden Zellhälften stattgefunden hätte. Erst nach der Spaltung der neuen Membran und der Isolirung beider Tochterindividuen ergänzen sich die letzteren durch Auswachsen zu der symmetrischen Gestalt der Mutterzelle. Bei den tonnenförmigen Zellen von *Bambusina* die mit einander fadenförmig verbunden bleiben, findet in der neuen Scheidewand eine Spaltung zunächst nur in deren Mitte statt und indem diese beiden Lamellen sich in Richtung ihrer Fläche ausdehnen, sind sie gezwungen, in ähnlicher Weise wie es bei manchen Spirogyren geschieht, sich als Membranfalte in das Innere der Zelle hineinzustülpen. Später stülpt sich diese Falte aus, und bildet die zweite Hälfte der dadurch wieder symmetrisch werdenden *Bambusina*-Zelle.

Die Zygotenbildung der Desmidiaceen findet stets zwischen isolirten Zellen statt, so dass bei den fadenförmig verbundenen Desmidiaceenformen erst eine Ablösung aus dem Familienverbande stattfinden muss. Das Zellpaar, das zum Befruchtungsprozess sich anschickt, wird gewöhnlich durch Gallertbildung zusammengehalten; auch sonst ist die gegenseitige Stellung der beiden Zellen ziemlich constant.

Entweder liegen die Längsachsen beider Zellen parallel wie bei *Closterium* (Fig. 22 V) oder aber sie kreuzen sich wie bei *Cosmarium* (Fig. 23 III). Aus der häufig gemachten Beobachtung, dass die copulirenden Zellen noch unsymmetrisch sind, wie es zwei Schwesterindividuen bei den Desmidiaceen zu sein pflegen, ehe sie völlig ausgewachsen sind, wird geschlossen, dass die Conjugation bei den Desmidiaceen vorzugsweise zwischen Schwesterzellen erfolgt. — Die Copulationsfortsätze entstehen immer an dem mittleren Theil der Zelle, bei den Closterien also an ihrer breitesten Stelle (Fig. 22 V), bei eingeschnürten Formen an dem Isthmus in der Weise, dass die alte Membran ähnlich wie beim Beginn der Zelltheilung aufreisst und die beiden Membranhälften nach Bedürfniss zurückgeklappt werden (Fig. 23 V b), um für den sich entwickelnden Copulationsfortsatz Raum zu schaffen. Stossen die beiden Copulationsfortsätze aufeinander, so verwachsen sie und die Scheidewand wird sogleich aufgelösst. Das in den Fortsätzen vorhandene Protoplasma vereinigt sich sofort miteinander, ohne dass der Inhalt der beiden Zellen vorher sich zu individuell gestalteten Gameten contrahirt hätte. Das gesammte unveränderte Protoplasma der vegetativen Zelle fungirt eben bei den Desmidiaceen als Gamete. Erst nach der Vereinigung der beiden Plasmamassen im Copulationscanal löst sich das Plasma der beiden Zellen, von hinten beginnend, von der Mutterzellmembran ab (Fig. 22 V) um sich nach und nach in dem ebenso allmählich sich ausdehnenden Copulationsraum zu concentriren (Fig. 22 VI). Sobald hier alles Plasma unter beständiger Wasserabgabe sich vereinigt hat umgiebt es sich mit einer Membran und die Zygotenbildung ist damit beendet (Fig. 22 VII). Zwischen den einzelnen Desmidiaceen machen sich bei der Zygotenbildung habituelle Unterschiede geltend, welche durch die Beschaffenheit der Membran des Copulationscanales bedingt werden. Bei *Closterium* bleiben die beiden conjugirten Zellen durch den aus fester Membran gebildeten Copulationscanal wie bei den Zygnemaceen zu H-förmigen Doppelzellen verbunden (Fig. 22 VII). Bei *Cosmarium* dagegen rundet sich die gallertige Membran des Copulationsraumes, sobald das gesammte Plasma der Mutterzellen in ihnen vereinigt ist und jene völlig entleert sind, zu einer geschlossenen Blase um die Zygote ab, so dass die Zygote von der gallertigen Membran des Copulationsraumes umschlossen jede Verbindung mit den vier leeren Schalenhälften der beiden am Befruchtungsprozess betheiligten Individuen verliert (Fig. 23 IV). Die Zygote der Desmidiaceen, deren Membran ähnlich wie bei den Zygnemaceen differenzirte Schichten zeigt und im ausgebildeten Zustand häufig mit stacheligen Prominenzen versehen ist (Fig. 23 V) — liegt bei der gleichen Betheiligung beider Gameten an dem Befruchtungsact nach Art der isogamen Zygnemaceen — stets im Copulationscanal (Fig. 22 VII, 23 IV).

Nachdem die Zygoten Monate hindurch geruht haben, tritt ihr Inhalt, nur von der innersten Lamelle der Zygotenmembran umgeben, aus den gesprengten äusseren Membrantheilen bruchsackartig hervor (Fig. 23 V). Das Plasma der Zygote schnürt sich in zwei Hälften ab und jede der so gebildeten beiden Zellen wird zu einem Desmidiaceen-Individuum, das den Ausgangspunkt einer neuen Generationsreihe bildet. Diese beiden Initial-Individuen, deren Längsachsen bei *Cosmarium* nach dem Austritt aus der Zygotenmembran gekreuzt liegen (Fig. 23 VI), pflegen noch nicht die Rauhheit der Membran durch Warzenbildung zu zeigen, wie sie bei der späteren Theilung der Initial-Individuen an den neu zuwachsenden Zellhälften auftreten, an denen erst die Structur der typischen *Cosmarium*-Individuen vollständig entwickelt ist. Da die vier Zellhälften

der beiden aus der Zygote sich entwickelnden Initial-Individuen, so oft sie sich nach Theilungen durch Zuwachs neuer Zellhälften wieder vervollständigen, selbst ihre abweichende Structur unverändert bewahren, bleiben dieselben zeitlebens kenntlich. Es finden sich dem entsprechend einzelne Individuen, welche aus zwei verschieden gebauten Hälften bestehen, aber die Zahl dieser Zellen ist eine verschwindend kleine, da ja unter den zahlreichen Individuen, die sich successive aus einer Zygote entwickeln, den vier abweichend gebauten Zellhälften der beiden Initial-Individuen entsprechend nur vier ungleichhälftige Individuen vorkommen können.

Zweier Bewegungserscheinungen mag hier noch kurz gedacht werden, die bei den Desmidiaceen beobachtet sind. Nicht nur nach erfolgter Zelltheilung finden Verschiebungen des Plasmas statt, wenn sich die Chlorophyllkörper in die neuzubildende Zellhälfte hineinschieben, sondern auch sonst lassen sich mannigfach umsetzende Strömungen im Plasma wahrnehmen, die häufig zu localen Plasmaansammlungen führen und die vorhandenen Vacuolen auf einen kleinen Raum einschränken, während andere Stellen der Zelle gleichzeitig das umgekehrte Verhalten zeigen. Die Vacuolen, welche bei der Gattung *Closterium* in den spitzen Zell-Enden liegen, enthalten rhombische Täfelchen von wahrscheinlich anorganischer Substanz, die in beständiger wimmelnder Bewegung in der Vacuole sich herumbewegen. Sie werden passiv von der Vacuolenflüssigkeit herumgetrieben, die sich ja selbst in Folge der beständigen durch die Plasmabewegungen bedingten Volumenänderungen in fortwährender Bewegung befindet.

Bei *Closterium* finden sich ausserdem Bewegungen, welche nach den Untersuchungen STAHL's durch die Richtung und die Intensität der Beleuchtung regulirt werden. Bei mässiger Beleuchtung stellen sich nämlich die Desmidiaceen so, dass ihre Längsachse dem einfallenden Licht parallel liegt. Dabei wechselt die Stellung derart, dass derjenige Pol der Zelle, der einige Zeit dem Licht zugewendet gewesen ist, nun lichtscheu wird, und der entgegengesetzte Pol der Zelle dem Lichte zustrebt. Indem die Zelle so successive sich überschlägt, rückt sie selbst in einer allerdings mehr oder weniger gebrochenen Linie dem einfallenden Licht entgegen. Bei intensiver Beleuchtung geben die Zellen ihre Stellung parallel dem einfallenden Lichte auf und stellen ihre Längsachse senkrecht zu der Richtung der Lichtstrahlen.

3. Familie Mesocarpeen.

Die Mesocarpeen schliessen sich im Habitus ihrer Zellen, in ihrer Verbindung zu fadenförmigen Familien, in ihrem Zelltheilungsprozess und in dem Keimungsprozess der Zygoten so sehr an die Zygnemaceen an, dass sie denselben unmittelbar hätten angereiht werden müssen, wenn nicht die Form des Befruchtungsprozesses ihre Behandlung erst nach der Darstellung des Befruchtungsvorganges bei den Desmidiaceen hätte wünschenswerth erscheinen lassen. Wie bei den Desmidiaceen so findet auch bei ihnen eine Contraction des Protoplasma zur Bildung individualisirter Gameten nicht statt, sondern es verschmelzen, nachdem die Conjugation der Zellen erfolgt ist, die unveränderten Plasmakörper beider Zellen an der Berührungsstelle der Conjugationsfortsätze unmittelbar mit einander. Während aber bei den Desmidiaceen nun der Plasmabelag von der Membran der Mutterzellen sich abzulösen beginnt und alles Plasma nach und nach in dem Copulationscanal sich ansammelt, bleibt die Membran der copulirenden Zellen der Mesocarpeen von einer wenn auch nur dünnen Plasmaschicht ausgekleidet. Das meiste Plasma allerdings, sowie die Chlorophyllkörper und die Stärkekörner wandern in den Copulationsraum, in dem sich dergestalt allmählich der grösste Theil aller plastischen Stoffe der beiden copulirenden Zellen anhäuft und dessen Gesammtheit auch jetzt schon, ehe sie noch von einer eigenen Membran umgeben ist, als Zygote betrachtet werden muss. Der wesentliche Unterschied in dem Habitus der Befruchtungsweise zwischen den Mesocarpeen einerseits und

den Desmidiaceen und Zygnemaceen andrerseits besteht nun darin, dass bei den beiden letzten Familien die selbständige Existenz der beiden copulirenden Zellen durch die Zygotenbildung vernichtet wird, indem ihr gesammtes Plasma zur Bildung der Zygote verbraucht wird; bei den Mesocarpeen bleibt den beiden copulirenden Zellen auch nach der Zygotenbildung noch ein schwacher Plasmarest belassen und dieser Umstand ermöglicht es, dass auch nach Concentrirung der Hauptmassen der plastischen Stoffe in der Zygote doch noch weitere Wachsthumserscheinungen in der H-förmigen Doppelzelle auftreten können. Es wird nämlich noch nachträglich der Copulationsraum mit der Zygote gegen die beiden Arme der Doppelzelle, welche den ursprünglichen vegetativen Zellen entsprechen, durch Zellwände abgegrenzt. Diese entstehen ebenso wie bei der vegetativen Zelltheilung der Mesocarpeen als Ringleiste und schliessen sich später nach innen wachsend (Fig. 22 IV). Bisweilen genügt auf jeder Seite des Copulationsraumes *eine* Wand, welche die ursprüngliche vegetative Zelle als ganzes abgrenzt. (Fig. 22 IV a). In anderen Fällen, wo die Zygote grösser ist, so dass sie noch zum Theil in das Lumen der Mutterzellen hineinragt, muss die Abgrenzung der vegetativen Zelle gegen den Copulationsraum mit der Zygote beiderseits durch zwei Wände erfolgen, so dass das obere und das untere Ende der vegetativen Zellen als selbständige Zellen abgeschnitten werden und aus der H-förmigen Doppelzelle ein Complex von fünf Zellen entsteht (Fig. 22 IV b). Nach der verschiedenen Art der späteren Theilung der Doppelzelle wurden ehemals mehrere Gattungen von Mesocarpeen unterschieden; die verschiedenen Formen sind aber neuerdings wieder zu der einen Gattung *Mougeotia* vereinigt worden, nachdem Wittrock gezeigt hatte, dass die verschiedenen Formen der Begrenzung des Copulationsraumes auch bei verschiedenen copulirenden Zellenpaaren desselben Fadens auftreten können. Während die mit selbständiger Membran umhüllte Zygote sich im Weiteren wie die der Zygnemaceen verhält, gehen die andern Zellen des aus der H-förmigen Doppelzelle entstandenen Complexes schnell zu Grunde.

Neben der Gattung *Mougeotia* umfassen nach Wittrock die Mesocarpeen nur noch die Gattung *Gonatonema*, bei der in ähnlicher Weise, wie oben für die Zygnemaceen erwähnt wurde, Scheinzygoten zur Entwicklung gelangen, ohne dass ein Befruchtungsprozess vorhergegangen ist. Ob Conjugation und Copulation bei *Gonatonema* *immer* unterbleibt scheint aber doch noch fraglich.

Wie die drei betrachteten Familien der Conjugaten in Bezug auf ihre Befruchtungsform auf verschiedenen Stufen der Entwicklung stehen, indem die Desmidiaceen und Mesocarpeen der isogamen Befruchtungs-Stufe angehören, während in der Familie der Zygnemaceen auch Formen mit oogamer Befruchtungsweise auftreten, so stehen die Conjugaten auch in Bezug auf ihre vegetative Ausbildung auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. Wenn wir bei den Desmidiaceen von den geringen *Formen*unterschieden der ersten aus der Zygote hervorgehenden Individuen absehen, so sind sämmtliche Zellen, die im Laufe der Zeit indirekt aus einer Zygote sich entwickeln, nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch gleichwerthig. Bei den Mesocarpeen und Zygnemaceen dagegen macht sich bei den ersten beiden Zellen, welche aus der Zygote — fadenförmig mit einander verbunden bleibend — hervorgehen, eine constante Differenz in dem Umstand geltend, dass nur die *eine* Zelle weiterhin theilungsfähig ist. Bei dieser Sachlage kann es zweifelhaft erscheinen,

ob man berechtigt sei, die Fäden der Zygnemaceen und Mesocarpeen in ähnlicher Weise als Familien einzelliger gleichwerthiger Individuen zu betrachten, wie man es bei den Desmidiaceen zu thun zweifellos berechtigt ist. Bei der genauen Uebereinstimmung in dem Entwicklungsgang aller Conjugaten dürfen wir jedenfalls nach der Analogie der Desmidiaceen auch die einzelnen Zellen der Zygnemaceen und Mesocarpeen-Fäden den einzelligen oft isolirten Individuen der Desmidiaceen für morphologisch gleichwerthig halten, — und dass sie auch noch physiologisch ihre Selbständigkeit in verhältnissmässig hohem Grade bewahrt haben, dafür spricht der Umstand, dass die einzelnen Zellen häufig genug aus dem Fadenverband sich ablösen und selbständig weiter zu existiren vermögen. Wenn aber innerhalb der fadenförmigen Familien der Zygnemaceen und Mesocarpeen eine physiologische Ungleichwerthigkeit der an der Zusammensetzung der Familie betheiligten morphologischen Individuen in der Entwicklung der beiden ersten Zellen auftritt, so findet diese Erscheinung eine Parellele in der Familie der Volvocineen. Auch bei diesen haben wir isolirt lebende Individuen (*Chlamydomonas*, *Chlamydococcus* || isolirte Desmidiaceen), daneben Familienverbände die aus lauter physiologisch gleichwerthigen Einzelwesen zusammengesetzt werden (*Gonium*, *Pandorina* || fadenförmig verbundene Desmidiaceen); endlich giebt es aber solche Formen, bei denen die morphologisch gleichwerthigen Einzelwesen physiologisch sich verschieden verhalten (*Volvox* || Mesocarpeen, Zygnemaceen). Bei *Volvox* findet bereits eine Einschränkung des Fortpflanzungsprozesses auf wenige Zellen der Familie statt, während alle übrigen als theilungsunfähige, vegetative Zellen dienen. Bei den Zygnemaceen und Mesocarpeen ist von den beiden ersten Zellen, welche die Zygote entwickelt, die eine zur Vermehrung bestimmt, während die andere theilungsunfähig ist und durch Form und Inhalt an die Basalzellen der fadenförmigen Confervoideen erinnert. Wir sehen also bei den höchst entwickelten Formen der Volvocineen sowol wie der Conjugaten das Bestreben, den Familienverband morphologisch gleichwerthiger Individuen umzubilden zu einem physiologischen Individuum, in welchem die ursprünglichen morphologisch gleichwerthigen Einzelindividuen verschiedenen physiologischen Zwecken dienen müssen und nur noch als selbständiger Existenz unfähige Theile des Gesammtorganismus fungiren.

Naegeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — Pringsheim, Ueb. Keimung der ruhenden Sporen bei Spirogyra. (Flora 1852.) — de Bary, Unters. üb. d. Fam. der Conjugaten. Leipzig. 1858. — Wittrock, On the Spore-Formation of the Mesocarpeae. (Svensk. Akad. Handlingar. Bd. V. Stockholm 1878.) — Hofmeister, Ueb. die Bewegung der Fäden der Spirogyra princeps. (Würtemb. natur. Jahreshefte. Bd. 30. 1874.) — Stahl, Ueb. den Einfluss d. Lichtes auf d. Beweg. d. Desmidiaceen. (Verh. der phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XIV. 1879.)

Es ist schon oben (pag. 163) darauf hingewiesen worden, dass zwischen den Algen im engeren Sinn und manchen Pilzen Uebereinstimmungen sich finden, welche auf eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Hauptreihen hindeuten. Als solche Pilze, welche ihrer gesammten Organisation nach den Algen am nächsten stehen, müssen die Familien der Saprolegnieen, Peronosporeen, Zygomyceten (Mucorinae) und die Chytridieen bezeichnet werden. Die drei ersteren Familien, die im Bau ihrer vegetativen Organe die Form des *Vaucheria*-Thallus wiederholen, haben ihrer Algen-Aehnlichkeit wegen den gemeinsamen Namen der Phycomyceten oder Algenpilze erhalten. Mit dem Gros der Algen stimmen die Saprolegnieen, Peronosporeen und Chytridieen in der Form ihrer ungeschlechtlichen Vermehrung überein, denn sie sind die einzigen Angehörigen der Pilz-

klasse, welche Zoosporen entwickeln. Die vollkommenste Uebereinstimmung speciell mit den Chlorophyceen zeigen unter den Phycomyceten die Peronosporeen, und ihre Beziehungen zu den Algen bieten darum ein ganz besonderes Interesse, weil die Peronosporeen den Ausgangspunkt für die gesammte Pilzreihe bilden und die Möglichkeit des Anschlusses der Peronosporeen an die Algen die Angliederung der ganzen Klasse der Pilze an den Stammbaum der Algen zur Folge haben würde.

Die endophytisch lebenden einzelligen Peronosporeen schliessen sich in ihrem Entwicklungsgang völlig den Chlorophyceen an: mehrere Generationen hindurch kann die Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege vermittelst Zoosporen stattfinden; endlich tritt eine Geschlechtsgeneration auf, deren Antheridien und Oogonien ähnliche Beziehungen in ihrer gegenseitigen Stellung zeigen, wie sie die verschiedenen Vaucherien-Gruppen aufweisen. Der Befruchtungsprozess führt zur Bildung der Zygoten, und diese letzteren entwickeln sich nach Art der Chlorophyceen-Zygoten. Entweder wächst die Zygote nach längerer Ruhezeit mittelst eines Keimschlauches zu einer neuen Pflanze aus (wie *Vaucheria)* oder es gehen aus ihr mehrere Keimpflanzen hervor, die als Zoosporen ausschlüpfen (wie bei *Oedogonium* oder *Ulothrix).* Wenn man von der parasitischen Lebensweise und dem damit correspondirenden Chlorophyllmangel absieht, bildet einen wesentlichen Unterschied den Chlorophyceen und speciell etwa den Vaucheriaceen gegenüber allein die Befruchtungsform, die bei den Peronosporeen ebenso wie bei anderen Phycomyceten in einer Copulation von Aplanogameten besteht. Während aber bei den Zygomyceten ähnlich wie bei den Conjugaten die Aplanogameten-Copulation die Stufe isogamer Befruchtung kaum überschreitet, tritt sie bei den Peronosporeen als entschieden oogame Befruchtungsform auf. Die Mutterzellen der männlichen und weiblichen Aplanogameten sind bei den Peronosporeen (Fig. 24 I) bereits äusserlich durch ihre verschiedene — an die Gestalt der Geschlechtsorgane von *Vaucheria* erinnernde — Form so scharf charakterisirt, dass sie füglich als Antheridien (a) und Oogonien (o) bezeichnet werden können. Die einzige Gamete, welche im Oogonium gebildet wird, das Ei, entsteht in ähnlicher Weise wie das *Vaucheria*-Ei oder die Aplanogamete der Mesocarpeen derart, dass ein Theil des Oogonien-Plasmas unverwendet bleibt. Der entschiedenen Differenzirung zweier äusserlich verschiedener Geschlechter bei den Peronosporeen entspricht auch der Antheil der beiden Aplanogameten-Mutterzellen an der Bildung des Copulationscanales. Während auf der isogamen Befruchtungsstufe, wie sie durch die Mesocarpeen unter den Algen repräsentirt wird, die beiden Mutterzellen der Aplanogameten bei der Bildung des Copulationscanales in gleicher Weise betheiligt sind, verhält sich bei den Peronosporeen mit isogamer Befruchtung die Mutterzelle des Eies, das Oogonium, vollständig passiv. Nur das Antheridium (Fig. 24 II a) entwickelt einen Copulationsschlauch, der die Wand des Oogoniums durchbohrt und in das letztere soweit hinein wächst, bis er auf das von dem nicht zur Gametenbildung verwendeten Plasma umhüllte Ei stösst, diesem legt er sich fest an (Fig. 24 III) und durch die mehr oder weniger deutlich geöffnete Spitze des Copulationsschlauches tritt die — wie bei den Mesocarpeen kaum besonders individualisirte — männliche Aplanogamete (das Gonoplasma DE BARY's) in die Eizelle ein, worauf die Zygote sich mit Membran umgiebt (Fig. 24 IV).

Bei der Uebereinstimmung, die zwischen dem Entwicklungsgang der Peronosporeen und den Chlorophyceen besteht, ist es schwer, an nahen verwandt-

schaftlichen Beziehungen zwischen beiden zu zweifeln. Und da man die chlorophyllführenden Thallophyten nicht wol als höher entwickelte Nachkommen von Pilzen betrachten kann, sondern umgekehrt die Pilze als chlorophylllos gewordene Thallophyten auffassen muss, so ist der Schluss kein übermässig gewagter, die Peronosporeen als reducirte Chlorophyceen mit oogamer Befruchtung zu betrachten, bei der die regressive Entwicklung vornehmlich den Befruchtungsprozess betroffen hat.

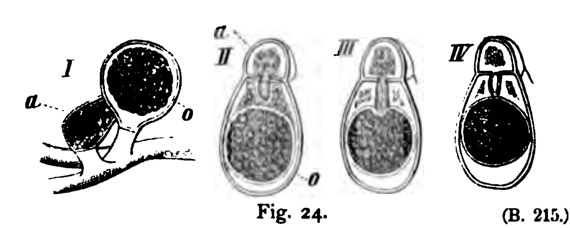


Fig. 24. (B. 215.)

Phytophthora omnivora. I Thallusstück mit erwachsenem Oogonium o und Antheridium a (350). — II—IV Copulation; Oogonium (o) mit Antheridium (a) miteinander verwachsen, von oben gesehen. — II das Antheridium treibt den Copulationsschlauch in das Oogonium hinein (400). — III Moment der Befruchtung (400). — IV nach Bildung der Zygotenmembran (400). — (Nach DE BARY.)

Dass eine gleiche Modificirung des Befruchtungsprozesses, wie sie bei den Peronosporeen etwa *Vaucheria* gegenüber eingetreten ist, auch schon innerhalb der Chlorophyceen möglich ist, das zeigt bei den Volvocineen *Chlamydomonas pulvisculus* (pag. 283) und das scheint ferner *Mycoidea parasitica* zu beweisen (pag. 253), die der Gattung *Coleochaete* am nächsten steht und deren Befruchtung (wie es scheint!) ähnlich wie bei den Peronosporeen durch das mit dem Oogonium verwachsende Antheridium vollzogen wird. Angesichts der Thatsache, dass auch die chlorophyllführende *Mycoidea* wie die Peronosporeen eine theilweis endophytische Existenz führt, nimmt DE BARY an, dass es wohl gerade die endophytische Lebensweise ist, welche in den genannten Fällen auf die Veränderung des Befruchtungsmodus von Einfluss gewesen ist.

Dass die Form der Befruchtung bei den Peronosporeen aber nicht eine Vervollkommnung des Befruchtungsprozesses durch Spermatozoiden, wie er bei den Chlorophyceen verbreitet ist, darstellt, sondern auf eine Degeneration des Befruchtungsprozesses hindeutet, das geht aus DE BARY's Untersuchungen über die den Peronosporeen nahe verwandte Pilzgruppe der Saprolegnieen unwiderleglich hervor. Bei allen Saprolegnieen erfolgt zwar noch die charakteristische Ausbildung der Oogonien, die Antheridien entwickeln auch bei manchen Formen einen Copulationsschlauch, der fest mit der Oogonienmembran verwächst, aber der Copulationscanal durchbricht die Oogonienwand nicht und vollzieht auch keine Befruchtung mehr. Die Eier der Saprolegnieen werden ohne Befruchtung zu Pseudo-Zygoten, wie das namentlich eclatant endlich bei solchen Species zu constatiren ist, die überhaupt die befruchtungsunfähigen Antheridien als überflüssige Organe gar nicht mehr entwickeln. — Eine Modification des Befruchtungsprozesses, die mit leisen Uebergängen fortschreitend (*Vaucheria* — Peronosporeen — Saprolegnieen) zum vollständigen Zeugungsverlust, zur Apogamie führt, kann nicht als Zeichen eines Strebens nach Vervollkommnung des ursprünglichen Befruchtungsprozesses betrachtet werden, sondern muss als eine rückschreitende Bildung aufgefasst werden.

Diese Thatsache bietet ein besonderes Interesse in Bezug auf die oben ausgesprochenen Zweifel (pag. 203), ob man die Planogameten- oder die Aplanogameten-Copulation als die primäre Befruchtungsform der Thallophyten anzusehen habe. Denn sie stellt uns vor die Alternative: ob man sich alle Formen von Aplanogameten-Copulation als aus Planogameten-Copulation (resp. Eibefruchtung durch Spermatozoiden) durch Degeneration entstanden vorzustellen habe,

oder ob die Planogameten-Copulation sich durch Vervollkommnung aus der Aplanogameten-Copulation entwickelt habe und die bei den chlorophylllosen Thallophytenformen, welche sich an höhere Chlorophyceen anschliessen, auftretenden Formen von Aplanogameten-Copulation nur Rückschlagsbildungen sind, welche auf die primären Formen der Thallophytenbefruchtung zurückgreifen.

Für die Bejahung der zweiten Hälfte der Frage kann man anführen, dass diejenigen Chlorophyceen, welche mit Sicherheit Aplanogameten-Copulation besitzen, die Conjugaten und von anderen Thallophyten die Diatomaceen eine relativ niedrige Stellung im System einnehmen, so dass man sie wol als Repräsentanten einfachster und ältester Thallophytenformen auffassen könnte. Auf der anderen Seite aber scheinen die speciellen Verhältnisse bei den Diatomaceen eher im bejahenden Sinne für den ersten Theil jener Frage zu sprechen. Denn der Befruchtungsprozess der Diatomaceen zeigt in seinen verschiedenen Formen einen vollständigen Parallelismus mit der fortschreitenden Reduction des Befruchtungsprozesses bei den Peronosporeen und Saprolegnieen, bis diese Reduction mit völliger Apogamie endigt.

De Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. IV. Reihe. de Bary, Unters. über die Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze. (Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellschaft. Bd. XII. 1881.)

Klasse III.

Diatomaceen.

Die Diatomaceen sind einzellige Pflanzen von microscopischen Dimensionen, die nur da, wo sie in grösseren Mengen (im Meer, im süssen Wasser und auf feuchter Erde) auftreten, durch ihre hell-lederbraune Färbung, welche an diejenige der Melanophyceen erinnert, dem unbewaffneten Auge sich bemerklich machen.

Alle Diatomeen besitzen eine stark verkieselte Membran, und die Verkieselung bewirkt es, dass die mannigfachen Sculpturverhältnisse der Membran auch dann kenntlich bleiben, wenn alle organische Substanz durch Glühen oder Fäulniss zerstört worden ist. Wenn die verkieselte Membran einmal gebildet ist, so ist sie weiteren Wachsthums so gut wie gänzlich unfähig. Wenn der Plasmaleib der Diatomeen innerhalb der verkieselten Membran trotzdem einer Volumen-Zunahme und -Abnahme fähig ist, so verdankt er es dem Umstande, dass die Diatomeenmembran nicht wie bei anderen Pflanzen ein ringsum geschlossenes Ganze bildet, sondern aus zwei Hälften zusammengesetzt wird, von denen die eine mit ihren Rändern über die andere übergreift, wie der Schachteldeckel über eine Schachtel. Die übereinander greifenden Ränder der beiden Hälften werden als die »Gürtelbänder«, die Boden- und die Deckel-Stücke der schachtelförmigen Zellen dagegen als die »Schalen« bezeichnet.

Die beiden Hälften der verkieselten Membran sind gegeneinander verschiebbar in gewissen Grenzen, soweit nämlich die Breite der Gürtelbänder es gestattet. Am weitesten übereinander geschoben sind die Gürtelbänder, wenn die Zelle sich zur Dauerzelle umwandeln will, am weitesten auseinander geschoben unmittelbar vor dem Eintreten einer Zelltheilung.

Bei den Chlorophyceen haben wir gesehen, dass der Dauerzustand der Zellen eingeleitet wird durch Wasserabgabe des Protoplasma und seine Contraction auf geringeres Volumen, während die Membran gleichzeitig sich bedeutend verdickt:

Ein Dickenwachsthum der verkieselten Membran der Diatomeen ist nicht möglich, einer Contraction des Plasma würde das Uebereinanderschieben der Membranhälften nur soweit folgen können, als die Breite der Gürtelbänder es gestattet: weitere Contraction würde zur Ablösung des Plasmas von den Zellmembranen führen. Es wird nun die Verdickung der Membran, die bei den Chlorophyceen der Plasmacontraction entsprechend fortschreitet, bei den Diatomeen dadurch ersetzt, dass innerhalb der Kieselmembran neue Membranhälften zur Ausbildung gelangen, die fest um den contrahirten Plasmakörper der Zelle zusammenschliessen. Bei manchen Formen können successive mehrere Paare von Membranhälften in dem Masse gebildet werden, wie die Contraction des Protoplasma fortschreitet. Solche Dauerzustände, welche bei den Diatomeen als »Craticular-Zustände« bezeichnet werden, vermögen vollständiger Austrocknung Widerstand zu leisten.

Bei lebhaft vegetirenden Zellen nimmt umgekehrt das Plasma an Masse zu und der Druck, den das wachsende Plasma auf die Membran ausübt, schiebt deren beide Hälften allmählich auseinander. Wenn die Gürtelbänder nur eben noch ein Minimum übereinander greifen, erfolgt die Zweitheilung des Plasmas und die Trennung der beiden Tochterzellen durch feste Membran; die letztere tritt aber nicht als eine feste Scheidewand auf, sondern unter der Form von zwei Schalenplatten. An dem Rand der beiden jungen Schalen entwickeln sich dann auch die beiden Gürtelbänder, welche der Innenseite der Gürtelbänder der beiden alten Membranhälften anliegen, und damit ist die Theilung der Diatomeenzelle in zwei gleich gebaute Tochterzellen abgeschlossen. Jede Tochterzelle besitzt nun wieder eine vollständige Membran, welche aus einer älteren und einer jüngeren Hälfte zusammengesetzt ist[1]) und zwar wird immer die jüngere Membranhälfte von ihrer ersten Anlage an von dem Gürtelband der älteren umschlossen. Nach beendeter Theilung trennen sich entweder die beiden Tochterzellen sofort oder sie bleiben zunächst durch Adhäsion mit den Aussenseiten der neugebildeten Schalen aneinander haften und diese Verbindung kann durch spätere Gallertausscheidung eine dauernde werden. So kann es — da die Zelltheilungen immer nur in einer Richtung, parallel den Schalentheilen der Membran, vor sich gehen — bei fortgesetzter Zelltheilung zur Bildung fadenförmiger Familien kommen, deren späteres Zerfallen in beliebig lange Abschnitte lediglich vom Zufall abhängt.

Die Thatsache, dass die jüngere Membranhälfte einer Zelle schon bei ihrer Entstehung von dem Gürtelband einer Membranhälfte der Mutterzelle umfasst wird, ist insofern von Wichtigkeit für die Diatomeen, als sie zur Folge hat, dass jedesmal die jüngere Membranhälfte um ein Minimum kleiner ausfällt, als die ältere Hälfte, und dieser Umstand führt bei der viele Generationen hindurch vermittelst vegetativer Zweitheilung fortgesetzten ungeschlechtlichen Vermehrung der Diatomeen dahin, dass mit jeder neu erzeugten Generation von Tochterzellen die Grösse der Individuen um ein Minimum abnimmt, ohne dass die verkieselte Membran die Fähigkeit besässe, durch nachträgliches Wachsthum dem beständigen Kleinerwerden der Individuen entgegenzutreten.

Wenn die Diatomeenzellen nach fortgesetzter ungeschlechtlicher Vermehrung durch vegetative Zweitheilung bei einer gewissen, minimalen Grösse angelangt sind, erzeugen sie Zellen, deren Membran nicht verkieselt ist und welche einer Volumenzunahme fähig sind, die Auxosporen.

[1]) Aehnlich sind die Membranen der Desmidiaceen aus zwei Hälften von ungleichem Alter zusammengesetzt.

Die Bildung der Auxosporen hängt in vielen Fällen von einem Befruchtungsprozess ab, der sich an die Aplanogameten-Copulation, wie sie bei den Conjugaten auftritt, unmittelbar anschliesst; mit der Einschränkung jedoch, dass bei den Diatomeen in Folge der Verkieselung der Membran die Bildung eines Copulationsschlauches unterbleiben muss. Statt dessen werden die beiden zur Copulation schreitenden Diatomeen-Individuen durch Gallertausscheidung zusammengehalten. Dann klappen die beiden Membranhälften der copulirenden Zellen wie die Deckel eines Buches auseinander und lassen ihr kugelig contrahirtes Plasma, die Aplanogamete, austreten. Von den vier leeren Membranhälften umgeben, verschmelzen die beiden Aplanogameten zur Zygote. Bei manchen Gattungen theilt sich das Plasma der vegetativen Zellen in zwei Aplanogameten und indem jede von ihnen mit einer Aplanogamete, die dem anderen Individuen entstammt, copulirt, gelangen hier gleichzeitig zwei Zygoten zur Ausbildung.

Aber dieser Befruchtungsprozess ist nur relativ selten bei den Diatomeen. Bei ausserordentlich vielen Gattungen werden zwar die Vorbereitungen zur Copulation getroffen, und innerhalb der Gallerthülle die Aplanogameten zweier Individuen aus der Membran ausgestossen. Aber die letzteren verschmelzen nicht miteinander, — wenn sie sich auch wie bei *Frustalia saxonica* einen Augenblick berühren, — und trotzdem verhalten sich die einzelnen Aplanogameten als Auxosporen in ihrer weiteren Entwicklung vollständig so, wie die aus der Copulation hervorgegangenen Zygoten. Es könnte freilich in den letzteren Fällen angenommen werden, dass auf dem Wege der Diffusion eine Befruchtung zwischen den beiden Aplanogameten stattfinde. Aber zu dieser Annahme liegt eine Nothwendigkeit keineswegs vor. Denn bei anderen Diatomeen sehen wir, dass das Plasma eines vereinzelten Individuums in derselben Weise wie bei den copulirenden Diatomeenarten unter der Form einer Aplanogamete ausschlüpft und obwol hier bei der Abwesenheit einer zweiten Aplanogamete jede Möglichkeit eines Befruchtungsprozesses ausgeschlossen ist, sich wie eine aus der Verschmelzung zweier Aplanogameten hervorgegangene Zygote entwickelt.

Man hat es hier augenscheinlich mit einer Reihe von Erscheinungen zu thun, welche völlig parallel verlaufen den von DE BARY nachgewiesenen Vorgängen innerhalb der Familien der Peronosporeen und Saprolegnieen, welche den allmählichen Zeugungsverlust in diesen Pilzgruppen begleiten. Auch den Diatomeen gegenüber kann der Zweifel laut werden, ob die zuletzt erwähnten Formen, die ihre Auxosporen ohne Copulationsprozess erzeugen, die degenerirten Nachkommen von Formen mit vollständigem Copulationsprozess sind, oder ob sie die primitiven Vorläufer jener höchst entwickelten Diatomeen darstellen. Manche Einzelheiten in der ungeschlechtlichen Bildung der Auxosporen sind aber nur erklärlich, wenn man sie als Ueberreste eines ehemaligen Copulationsprozesses betrachtet; so namentlich die Vereinigung zweier Individuen, die doch nicht copuliren, vermittelst der Ausscheidung von Gallerte. Eine Vervollkommnung, ein neuer Schritt auf dem Wege, der zur vollständigen Copulation führt, kann in dieser Entwicklungsstufe den isolirt Auxosporen bildenden Diatomeen gegenüber doch nicht erblickt werden, denn darin liegt doch noch keine Annäherung an den vollkommenen Befruchtungsprozess, dass nun zwei Individuen gleichzeitig dasselbe thun, was jedes einzelne schon vorher allein konnte, nämlich die Membranhälften abzustossen. Sehr wol lässt sich dagegen die Erscheinung der Gallertausscheidung um zwei nicht copulirende Individuen als Reminiscenz an den ehemals vollständig vollzogenen Befruchtungsprozess erklären.

Ob nun die Auxosporen der Diatomeen Zygoten sind oder mit Unterdrückung des Befruchtungsprozesses parthenogenetisch sich entwickelnde Aplanogameten, ihr weiteres Verhalten ist stets das gleiche. Sie beginnen an Volumen zuzunehmen und früher oder später sich mit einer ringsum geschlossenen kieselfreien

Membran zu umhüllen. Wenn die Auxospore das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht hat, so findet innerhalb der Auxosporen-Membran die successive Ausbildung zweier verkieselter Membranhälften statt, welche das gesammte Plasma der Auxospore umschliessen; damit ist die Bildung eines neuen vegetativen Diatomeen-Individuums vollendet, das nun durch successive Zelltheilung sich weiter vermehrt, bis die allmählich kleiner werdenden Nachkommen wieder zur Befruchtung, resp. zur Auxosporenbildung schreiten.

Die Erstlingszelle, welche aus der Auxospore hervorgeht, zeigt zwar noch geringe Abweichungen im Bau der Membran gegenüber den späteren Tochtergenerationen, die durch successive Zweitheilung aus ihr hervorgehen; aber schon die Membranhälften, die bei der ersten Theilung der Erstlingszelle gebildet werden, tragen vollständig entwickelt den Charakter der normalen Membranhälften. Kenntlich bleiben die beiden abweichenden Membranhälften der Erstlingszellen der Diatomeen ebenso wie bei den Desmidiaceen.

Die isolirt lebenden Diatomaceen sind die Träger eigenthümlicher Bewegungserscheinungen, denn sie besitzen die Fähigkeit der selbständigen Ortsveränderung, ohne dass bei ihnen, wie bei den Volvocineen, schwingende Cilien vorhanden wären, auf deren Thätigkeit man die Bewegung zurückführen könnte.

Die Bewegung erfolgt in der Richtung der Längsachse bald vorwärts, bald rückwärts, ohne nachweisbare Gesetzmässigkeit. Die Bewegung kann plötzlich sistirt werden, um im nächsten Augenblick in entgegengesetzter Richtung wieder aufgenommen zu werden.

Wie diese Bewegung zu Stande kommt und welche äusseren Ursachen den Wechsel der Bewegungsrichtung beeinflussen, hat noch nicht constatirt werden können, da es bisher unmöglich gewesen ist, ein bewegendes Organ optisch nachzuweisen. Doch ist die Erklärung, welche MAX SCHULTZE dafür zu geben versucht hat, bisher immer noch die plausibelste. Bei den meisten bewegungsfähigen Diatomeen findet sich ein in der Mitte der Schale unterbrochener Längsstreifen, von dem es sehr wahrscheinlich ist, dass er dadurch entsteht, dass hier eine äusserst feine Spalte die Kieselschale durchsetzt. Nach SCHULTZE tritt hier eine minimale Plasmaportion durch die Spalte nach aussen und bewirkt die kriechende Bewegung der Zelle. Thatsache ist, dass die Diatomeen nicht frei durch das Wasser zu schwimmen vermögen, sondern an ein festes Substrat gebunden sind, das der Bewegung als Stütze dienen muss. Thatsache ist ferner, dass sie nur zu kriechen vermögen, wenn sie dem Substrat mit ihrer Schale aufliegen, nicht aber, wenn die Gürtelbänder dasselbe berühren.

Dass es gerade der Längsstreifen auf der Schale ist, welcher den Sitz der bewegenden Kraft bezeichnet, wurde durch eine Beobachtung VON SIEBOLD's wahrscheinlich gemacht, welche nachwies, dass im Wasser suspendirte leichte Körper, die an der Diatomaceenmembran haften bleiben und die eigener Bewegung unfähig sind, passiv längs der Mittellinie hin- und hergeschoben werden. Der einzige, aber wesentliche Einwand, der gegen SCHULTZE's Theorie mit Recht erhoben werden kann, ist der, dass es bisher nicht hat gelingen wollen, das Plasma, welches durch den Spalt nach aussen tritt, auf irgend eine Weise sichtbar zu machen. Von anderen Autoren (wie DIPPEL und BORSZCZOW) werden daher starke Diffusionsströmungen angenommen, welche als die Kraft auftreten, die den Diatomaceenkörper in Bewegung versetzt.

In Bezug auf die Einzelnheiten im Entwicklungsgang der Diatomaceen kann auf die Abhandlung PFITZER's in diesem Handbuch verwiesen werden.

PFITZER, Untersuch. über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomeen). Bonn. 1871. — SMITH, Synopsis of British Diatomaceae. (2 voll. London. 1856.) — LÜDERS, Beobachtungen über Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen. (Bot. Zeit. 1862.) — SCHMITZ, Bildung der Auxosporen von Cocconema Cistula. (Bot. Zeit. 1872.) — BOSZCZOW, Die Süsswasser-Bacillariaceen des südwestl. Russland. Kiew. 1873. — MAX SCHULTZE, Die Bewegung der Diatomeen. (SCHULTZE's Archiv f. mikrosc. Anatomie. Bd. I. 1865.) — C. TH. VON SIEBOLD, Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. I. 1849.) — ENGELMANN, Ueber die Bewegung der Oscillarien und Diatomeen. (Bot. Zeit. 1879.) — DIPPEL, Beitr. z. Kenntniss der in den Soolwässern von Kreuznach lebenden Diatomeen. 1870.

Klasse IV.

Schizophyceen.

Keine Pflanzengruppe zeigt eine so ausserordentliche Mannigfaltigkeit in ihrer Färbung wie die Schizophyceen oder Spaltalgen, die — überall verbreitet — sich im Meere, im süssen Wasser und auf feuchtem Boden vertreten finden; denn alle Schattirungen von gelb bis braun, purpurroth, oliven- und spangrün, stahlblau bis violett und blauschwarz sind bei den Schizophyceen vertreten, so dass eigentlich nur das reine Chlorophyllgrün bei ihnen ausgeschlossen ist. In dem Farbstoff der Schizophyceen, dem sogenannten Phycochrom (dem die Klasse ihre ältere Bezeichnung als »Phycochromaceen« verdankt), ist zwar ein dem grünen Chlorophyll ausserordentlich nahestehender grüner Farbstoff enthalten, derselbe wird aber von den beiden anderen Componenten des Phycochroms, dem blauen Phycocyan (daher die Benennung der Schizophyceen als »Cyanophyceen«) und dem gelben Phycoxanthin gänzlich verdeckt. Auch die Membran der Schizophyceen zeigt in einer ganzen Reihe von Fällen eine Färbung, die bald gelb bis braun (durch »Scytonemin«) vorzugsweise bei den Scytonemeen, bald roth, violett oder schwärzlich (durch »Gloeocapsin« verursacht) bei *Gloeocapsa* auftritt und bisweilen einen hohen Grad von Intensität erreichen kann.

Die Membran der Schizophyceen neigt ausserordentlich zur Gallertbildung, und diese lässt bald die Pflanzen in gestaltlose Schleimlager eingebettet erscheinen, bald kann sie zur Bildung fester Gallertlager oder derber Scheiden führen.

Die Frage, ob der Thallus der Schizophyceen einzellig oder mehrzellig sei, würde sehr verschieden beantwortet werden können, je nachdem man dabei vorzugsweise Angehörige der einen oder der anderen Familie in's Auge fasst. Denn innerhalb der Schizophyceen findet sich ein ähnlicher Uebergang von einzelligen Thallusformen zu mehrzelligen Pflanzen, wie wir ihn bereits bei den Volvocineen und Conjugaten (pag. 297) kennen gelernt haben. In der Familie der Chroococcaceen haben wir es — wie unter den Volvocineen bei *Chlamydococcus* und *Chlamydomonas* — mit ganz entschieden einzelligen Pflanzen zu thun. Nach jeder Zelltheilung isoliren sich die beiden Tochterzellen bei den Chroococcaceen zu selbständiger Existenz, wenn sie auch durch die Vergallertung der Membran in lockeren Gruppen vereinigt bleiben können. — Bei allen übrigen Schizophyceen, die man nach dem Vorgange THURET's als Nostochineen zusammenfassen kann, bleiben die Tochterzellen nach vollzogener Theilung der Mutterzelle in fester Verbindung miteinander und da die Zelltheilung bei den Nostochineen immer in derselben Richtung erfolgt, so führt die wiederholte Zweitheilung der Zellen zur Bildung von Zellfäden. Innerhalb der Gruppe der Nostochineen sind in der Familie der Oscillariaceen (Lyngbyeen THURET) die sämmt-

lichen Zellen des Fadens noch gleichwerthig, so dass man einen *Oscillaria*-Faden — ebenso gut wie unter den Volvocineen z. B. *Pandorina* — als ein aus gleichwerthigen einzelligen Individuen zusammengesetztes Coenobium bezeichnen kann. Bei den Nostocaceen machen sich bereits Differenzen zwischen den Zellen eines Fadens geltend, indem eine Sonderung der Zellen in normale vegetative Zellen und theilungsunfähige sogenannte Grenzzellen oder Heterocysten eintritt (Fig. 25 g). Bei den Rivulariaceen endlich sind beide Enden des Fadens constant verschieden ausgebildet. Das eine Ende desselben, das stets von einer Grenzzelle gebildet wird, ist das basale Ende, mit dem der Faden dem Substrat angewachsen sein kann; das freie Ende ist stets zu einem terminalen Haar verdünnt, und dieser constanten Differenzirung in ein unteres und ein oberes Ende entspricht auch die Einschränkung weiterer Entwicklungsvorgänge auf bestimmte Theile des Fadens. Die einzelnen Zellen, wie sie den einzelligen Thallus der Chroococcaceen repräsentiren, wie sie bei den Oscillariaceen gleichwerthig zu fadenförmigen Familien vereinigt sind, dienen im *Rivularia*-Faden somit bereits verschiedenen Zwecken, ähnlich der Differenzirung der Zellen einer *Volvox*-Kugel in vegetative und reproductive Zellen.

Wenn auch die einzelne Zelle des *Rivularia*-Fadens dem einzelligen Chroococcaceen-Individuum morphologisch gleichwerthig ist, so stellt der mehrzellige Rivulariaceen-Faden doch ein physiologisches Ganze, einen mehrzelligen Thallus dar. Und in ähnlicher Weise wiederholt sich eine Differenzirung der Zellen im mehrzelligen Thallusfaden der Scytonemeen und Stigonemeen, indem bei manchen Gattungen der Zellzuwachs sich auf die Fadenspitze localisirt und bereits von einer Scheitelzelle gesprochen werden kann. An die Rivulariaceen und Scytonemeen schliessen sich aber die Nostochaceen und Oscillariaceen im Bau und in ihrer Entwicklung so eng an, dass auch bei ihnen der mehrzellige Faden als ein Thallus bezeichnet werden muss. Dem mehrzelligen Nostochineen-Thallus steht dann auf der anderen Seite durch eine grössere Kluft getrennt der einzellige Thallus der Chroococcaceen gegenüber.

Die Fortpflanzung der Schizophyceen besteht, soviel man bisher weiss, nur in ungeschlechtlicher Vermehrung, die in ihrer allgemein verbreiteten Form auf einer einfachen Zweitheilung der vegetativen Zellen beruht. Je nachdem der Thallus ein- oder mehrzellig ist, tritt die ungeschlechtliche Fortpflanzung in verschiedener Weise in die Erscheinung.

Bei den Chroococcaceen theilt sich der einzellige Thallus in zwei Zellen, welche sich danach von einander trennen.

Bei den Nostochineen zerfällt der fadenförmige Thallus, nachdem reichliche Zelltheilungen in ihm stattgefunden haben, in kurze mehrzellige Fadenstücke die Hormogonien THURET's (Fig. 25 VII, IX), welche bewegungsfähig sind und aus denen im Weiteren je ein neuer Thallus hervorgeht. Diesem Zerfallen des Thallus in neue Individuen verdankt die Klasse ihre Bezeichnung als »Spaltalgen«.

Die Bewegungsfähigkeit der Hormogonien ist von kurzer Dauer und geht beim Auswachsen zum neuen Thallus meist ganz verloren. Nur in der Familie der Oscillariaceen bleibt auch dem ausgewachsenen Thallusfaden die Fähigkeit der Bewegung erhalten (vergl. pag. 307).

Da die vegetativen Zellen der Schizophyceen, mit Ausnahme der Oscillariaceen, nicht im Stande sind, der völligen Austrocknung im Sommer und der Kälte im Winter Widerstand zu leisten, so muss die Pflanze zu diesem Zwecke geeignete Dauerzellen bilden. Es sind das die Sporen oder Dauersporen, die aus der

Umwandlung vegetativer Zellen gewöhnlich unter Farbenänderung, Zunahme ihres Volumens und Verdickung ihrer Membran hervorgehen. In manchen Fällen erscheint auch der Farbstoff in den Sporen an grössere Körner gebunden (Fig. 25 IV), während er bei den vegetativen Zellen so vertheilt ist, dass das Plasma gleichmässig gefärbt erscheint. Wenn nach längerer Ruhezeit die Keimung der Spore eintritt, so wird deren Membran dadurch gesprengt, dass das Wachsthum und die ersten Zelltheilungen schon in der geschlossenen Spore auftreten. Die Richtung, in welcher die Theilung in den Sporen erfolgt, entspricht stets der Zelltheilungsrichtung in dem Thallusfaden, aus dem die Sporen hervorgingen.

Neben der Fortpflanzung durch Hormogonien, resp. durch Zweitheilung der vegetativen Zellen und den zu längerer Ruhe befähigten Sporen sind in neuerer Zeit auch Schwärmzellen bei den Schizophyceen beobachtet worden, die aber nach der Seltenheit ihres Vorkommens darauf schliessen lassen, dass ihre Bildung sich vielleicht nur auf vereinzelte Formen beschränken möchte. Auf die Existenz von Schwärmzellen, die ihrer Färbung nach nur zu den Schizophyceen gehören könnten, hat REINKE aufmerksam gemacht und in Uebereinstimmung mit dieser Notiz steht eine zweite beiläufige Mittheilung über die Schwärmzellenbildung bei der Chroococcacee *Merismopoedia*.[1]) Ob diese Schwärmzellen ungeschlechtlicher Natur sind oder ob sie etwa mit einem bisher noch immer vergebens gesuchten Befruchtungsprozess der Schizophyceen in Beziehung stehen, entzieht sich bei der Dürftigkeit der bisherigen Beobachtungen einer Beantwortung; doch legt die Existenz von Schwärmzellen es nahe, den Befruchtungsprozess — wenn ein solcher etwa bei den Schizophyceen vorhanden sein sollte — sich in dieser Klasse ähnlich wie bei den Algen im engeren Sinn als eine Copulation von Planogameten vorzustellen. Jedenfalls ist die Beobachtung der Schwärmzellen auf der anderen Seite geeignet, der Hypothese den Boden zu entziehen, welche — hauptsächlich auf die Färbung gestützt — in den Schizophyceen die Urformen der Florideen erblicken möchte, an welche sich die niedrigst entwickelten Formen, wie die Bangiaceen, direkt anschliessen könnten.

1. Oscillariaceen. Die cylindrischen oft mehr oder weniger korkzieherartig gewundenen Fäden der Oscillariaceen bestehen aus lauter gleichartigen, kurz scheibenförmigen Zellen, an denen eine Umwandlung in Sporen bisher noch nicht zur Beobachtung gelangt ist, so dass es scheint, dass die Oscillariaceen sich lediglich durch Hormogonien fortpflanzen. Der Mangel der Sporen-Bildung wird bei ihnen durch die Beobachtungen BORZI's erklärt, welcher bei *Spirulina* und *Oscillaria* constatirte, dass sie vollständiges Einfrieren zu überleben vermögen. Während des Winters und ebenso bei völliger Austrocknung sistiren sie nur ihr Wachsthum, um es unter günstigen Vegetationsbedingungen wieder aufzunehmen. Bei manchen Species hat derselbe Autor beobachtet, dass die Fäden während der Ruhezeit eine Art Encystirung erfahren, dass sich hier also der Faden als Ganzes in ähnlicher Weise schützt, wie es bei anderen Schizophyceen die einzelne Zelle thut, wenn sie sich in eine Spore verwandelt. Während die äusseren vergallertenden Theile der Membranen von *Oscillaria* und *Spirulina* sonst zu gestaltlosem Schleim zerfliessen, bleiben sie bei den Encystirungszuständen als feste Scheide um den Faden erhalten. Bei den anderen Oscillariaceen Gattungen sind scheidenartige Bildungen jederzeit vorhanden. Entweder stecken

[1]) REINKE, Phyllitis, Scytosiphon und Asperococcus, pag. 1. (PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI.) — G., Referat über BORZI's Unters. üb. Phycochromaceen. (Botan. Zeitung 1880 pag. 490.)

die Thallusfäden einzeln *(Lyngbya, Symploca)* in einer Gallertscheide, oder eine Gallertscheide umschliesst mehrere Fäden, wie bei *Inactis* und *Microcoleus*. Wenngleich die Gallertscheiden ursprünglich aus den äussersten Membranschichten hervorgehen, so verlieren sie doch den Zusammenhang mit dem Thallusfaden so vollständig, dass die letzteren schliesslich lose in den Scheiden liegen und unter Umständen die Scheide auch ganz verlassen können. Denn die vegetativen Fäden der Oscillariaceen besitzen die Fähigkeit der selbständigen Bewegung, die bei den anderen Nostochineen nur den reproductiven Fadenabschnitten, den Hormogonien, eigen ist. Bei der Hormogonienbildung zerfällt der Faden in kurzcylindrische Abschnitte, deren Enden sich beiderseits abrunden (vergl. für den Habitus der Hormogonien die Abb. Fig. 25 IX).

Die Bewegung der Oscillariaceenfäden macht sich kenntlich durch die Ortsveränderung, welche in Richtung des Fadens, bald nach vorwärts, bald nach rückwärts unter gleichzeitiger Rotation um ihre Längsachse und Krümmungserscheinungen des ganzen Fadens stattfindet. Diese Bewegungen treten nur dann zum Vorschein, wenn die Fäden einem festen Substrat aufliegen, das ihnen als Stützpunkt dienen kann. Liegen zahlreiche Fäden rasenartig vereinigt, so kann ein Faden dem andern als Stütze für die Bewegung dienen[1]); bei den eng korkzieherartig gewundenen, besonders beweglichen Fäden von *Spirulina* vermag das eine Ende des Fadens sich soweit zurückzukrümmen, dass es sich spiralig um das andere Ende desselben Fadens auf- und abwinden kann. Mit der kriechenden Bewegung der Oscillariaceen-Fäden stimmt diejenige der Hormogonien aller Nostochineen überein.

Die Bewegung der Oscillariaceen zeigt eine ausserordentliche Uebereinstimmung mit derjenigen der Diatomaceen sowohl in ihrer Abhängigkeit von einem festen Substrat, wie auch in der von SIEBOLD zuerst beobachteten Thatsache der Fortschiebung unbeweglicher Körper an ihrer Oberfläche: bei kriechenden und ruhenden *Oscillaria*-Fäden werden Indigokörner in enger Spirale um den Zellfaden fortbewegt. Wenn aber bei den Diatomeen in vielen Fällen der Bau der verkieselten Membran die Annahme unterstützt, dass die Bewegung durch Plasmafortsätze bewerkstelligt werde, welche aus Spalten der Membran hervortreten, so findet die gleiche Hypothese für die Oscillariaceen in dem Bau ihrer Membran keine Stütze. Trotzdem glaubt ENGELMANN eine Substanz von minimaler aber ungleicher Dicke, welche er nach starken Inductionsschlägen an der Oberfläche der Oscillaria-Fäden zur Anschauung bringen konnte, als das durch die Inductionsschläge zur Gerinnung gebrachte Protoplasma erklären zu müssen, welches die Bewegung ermöglicht, zumal auch weitere Reactionen für die Protoplasmanatur dieser Schicht sprachen.

SIEBOLD und MAX SCHULTZE, s. pag. 304. — COHN, Ueber die Bewegung der Oscillarien. (Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. MAX SCHULTZE's Archiv f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.) — ENGELMANN, Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. (Botan. Zeit. 1879. pag. 49).

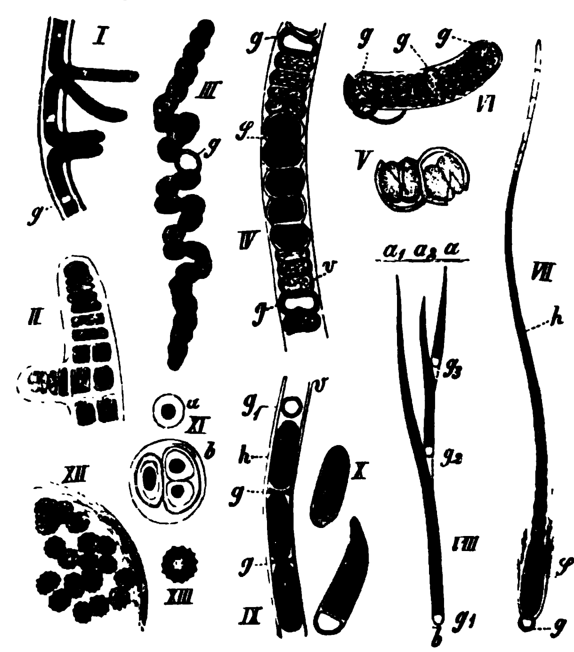
2. Nostocaceen. In den Fäden der Nostocaceen, die meist in Folge der abgerundeten Form der Zellen rosenkranzförmigen Habitus zeigen (Fig. 25 III), treten zwei verschiedene Zellformen nebeneinander auf: einmal Zellen, welche wie die der Oscillariaceen beständiger Zweitheilung fähig sind, und zweitens andere Zellen, welche diese Fähigkeit nicht besitzen und bei ihrer Verwandlung in Dauerzellen auch gestaltliche Veränderungen erfahren, die sogenannten Grenzzellen oder Heterocysten. Ihre Zahl und ihre Lage ist keinen bestimmten Gesetzen unterworfen, sondern in dem Maasse wie der Faden durch Zweitheilung

---

[1]) Eine Abhängigkeit vom Licht macht sich bei diesen Bewegungen insofern geltend, als intensive Beleuchtung zur Folge hat, dass die Fäden sich zu einem möglichst compacten Haufen zusammenwickeln, aus dem sie erst bei schwächerer Beleuchtung wieder strahlenförmig sich hervorschieben.

seiner Zellen sich verlängert, können einzelne der neugebildeten Zellen zu Grenzzellen werden. Die Grenzzellen (Fig. 25 III, IV g) unterscheiden sich neben ihrer Theilungsunfähigkeit habituell von den übrigen Zellen des Fadens dadurch, dass sie ihr Plasma verlieren, während an dessen Stelle ein wässeriger Inhalt tritt; ihre Membran verdickt sich und färbt sich meistens schön goldgelb. Gewöhnlich sind die Dauerzellen auch durch grösseres Volumen vor den andern Zellen kenntlich.

Die Gallerte, welche von den Nostocaceenfäden abgeschieden wird, bildet bei *Anabaena, Nodularia, Cylindrospermum* zerfliessende amorphe Lager von schleimiger Beschaffenheit um die geraden oder wenig gekrümmten Thallusfäden. Bei *Nostoc* dagegen ist die Gallerte von zäher elastischer Beschaffenheit und die Gallertmasse, in welcher die gewöhnlich vielfach gewundenen Fäden eingebettet liegen, hat eine fest umschriebene Gestalt. Die Gallerte bildet bei *Nostoc* entweder eine homogene Masse an der nur die äussersten Partieen durch grössere Consistenz ausgezeichnet sind, oder es lässt sich in dem Gallertlager noch deutlich erkennen, dass es aus dem Zusammenfliessen der Gallertscheiden der einzelnen Fäden entstanden ist, indem durch Färbung oder Dichtigkeit ausgezeichnete Gallertpartieen die einzelnen Fäden scheidenförmig umgeben und ihrem Verlaufe folgen.



(B. 216.) Fig. 25.

g Grenzzellen, S Sporen. I *Scytonema*-Faden mit Scheinastbildung. — II *Stigonema ocellatum*, Thallusspitze mit Scheitelzelle und Astbildung. — III *Nostoc tenuissimum*, keimendes Hormogonium (650). — IV *Nodularia litorea*, sporenbildender Thallusfaden, v vegetative Zellen (440). — V zwei keimende *Nodularia*-Sporen (440). — VI weiter entwickelter *Nodularia*-Keimling (440). — VII *Gloeotrichia punctulata*, sporenbildender Thallus (120). — VIII schemat. Darstellung der Scheinastbildung einer Rivulariacee. — IX Hormogonien von *Calothrix aeruginea* (330). — X desgleichen in Keimung begriffen (330). — XI *Gloeocapsa* Spec. a einzelnes Individuum, b dreizellige Familie (200). — XII *Gloeocapsa stegophila:* Theil einer Sporen-bildenden Familie (330). — XIII einzelne Spore daraus (600). (Meist nach BORNET.)

Die Windungen der Thallusfäden in den *Nostoc*-Lagern, die sich weder bei isolirt lebenden Nostocaceen noch auch bei den Hormogonien von *Nostoc* selber finden, haben ihren Grund in der Einbettung der Fäden in der Gallerte. Während bei den freilebenden Gattungen die Grenzzellen sich mit dem Wachsthum der dazwischen liegenden Fadenabschnitte mehr und mehr von einander entfernen, verändern die Grenzzellen von *Nostoc* ihre Lage in der Gallerte nicht, und die wachsenden Fadenabschnitte, welche zwischen zwei Grenzzellen liegen, sind bei fortschreitender Verlängerung gezwungen, sich zu krümmen und seitlich auszuweichen.[1])

[1]) Vergl. das abweichende Verhalten der Rivulariaceen (und Scytonemeen) bei Verlängerung der zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke pag. 309 (u. 311).

Während die Grenzzellen — später für das Leben der Nostocaceen bedeutungslos geworden — zu Grunde gehen, dienen die vegetativen Zellen der Bildung von Hormogonien, welche bei den isolirten Formen in ihrer Entstehung und spätere Keimung vollständig denen der Oscillariaceen entsprechen. Bei *Nostoc* erfolgt zur Zeit der Hormogonienbildung eine Verflüssigung der Gallerte, aus welcher die Hormogonien unter Zurücklassung der Grenzzellen ausschlüpfen. Nach kurzer Zeit, während deren sie Kriechbewegungen ausführen, verlangsamt sich die Bewegung, hört schliesslich ganz auf, und die Keimung beginnt in einer von den übrigen Nostocaceen abweichenden Weise. Die Zelltheilungen erfolgen in den *Nostoc*-Hormogonien nämlich nicht alle in der Richtung, wie in den normalen vegetativen Zellen, senkrecht zur Längsachse des Fadens, sondern sie treten parallel zur Längsachse auf. So werden die einzelnen Zellen eines Hormogoniums in kurze quer verlaufende Fadenstücke zerlegt, und indem die Enden eines solchen Fadenstückes mit je einem Ende eines benachbarten Fadens in Verbindung bleiben, kommt eine scharf zickzackförmig gebrochene Zellreihe (Fig. 25 III) zu Stande.

Die Bildung der Sporen aus vegetativen Zellen erfolgt entweder regellos und gleichmässig über den ganzen Thallusfaden vertheilt wie bei *Nostoc* oder bei *Nodularia*, bei der die Sporenbildung in der Mitte zwischen zwei Grenzzellen beginnt und (Fig. 25 IV) schliesslich bis zu den Grenzzellen fortschreiten kann; oder die Bildung der Sporen findet nur unmittelbar neben den Grenzzellen und zwar in Einzahl statt, wie bei *Cylindrospermum* und *Sphaerozyga*. In letzterem Falle haben die Sporen cylindrische oder ellipsoidische Gestalt, während sie da, wo sie reihenweis auftreten wie bei *Nostoc* oder *Nodularia*, sich selten in der Form von den vegetativen Zellen auffällig unterscheiden. Neben einer Verdickung der Membran, die bald glatt, bald mit warzenförmigen Erhöhungen bedeckt sein kann, kommt nicht selten eine gelbe bis braune Färbung der Sporen-Membran vor. Die verdickte Sporen-Membran wird bei der Keimung aufgerissen (Fig. 25 V, VI) und aus dem Plasma entsteht durch fortgesetzte Zweitheilung ein neuer Faden.

3. Rivulariaceen. Der Thallusfaden zeigt bei den Rivulariaceen (Fig. 25 VII) constant eine verschiedene Ausbildung seiner beiden Enden; denn seine Zellen sind an dem einen (oberen) Ende zu einer hyalinen Spitze verdünnt und verlängert, während das andere (untere) Ende ebenso constant mit einer Grenzzelle abschliesst. Diese letztere führt speciell den Namen »Basilarzelle«, denn sie bezeichnet die Basis der Pflanze mit der sie — im Gegensatz zu den schwimmenden oder dem Substrat lose aufliegenden Oscillariaceen und Nostocaceen — an dem Substrat befestigt ist. Die Gallertscheiden, welche um die Rivulariaceenfäden entwickelt sind, halten bei *Rivularia* und *Gloeotrichia* benachbarte Fäden zusammen, so dass bald flache Scheiben, bald kugelige Körper zu Stande kommen, in denen die einzelnen Thallusfäden parallel oder radial verlaufen. Nur in der Gattung *Calothrix* wachsen die Fäden isolirt, in Scheiden von derber Consistenz eingeschlossen.

Die hyaline Spitze der Fäden ist von den ferneren Bildungsprozessen ausgeschlossen und die Zelltheilung beschränkt sich auf den gefärbten Theil des Thallusfadens, hier neue vegetative Zellen und Grenzzellen erzeugend. Diese Grenzzellen, welche in der Continuität des Thallus auftreten, haben bei den Rivulariaceen in sofern eine besondere Bedeutung, als sie mit einer unechten Verzweigung des Thallus im engsten Zusammenhang stehen. Die Grenzzellen bleiben in der Gallertscheide wie bei *Nostoc* unverändert liegen, aber die wachsenden Abschnitte zwischen den Grenzzellen überwinden die durch die Grenz-

zellen ihnen auferlegte Raumbeschränkung in anderer Weise wie bei den *Nostoc*-Species: das nach oben gerichtete Ende eines Fadenstückes löst sich von der darüber gelegenen Grenzzelle ab und wird bei der Verlängerung des Fadenstückes seitlich neben der Grenzzelle vorbeigeschoben. Diese Grenzzelle wird nun zur Basilarzelle des oberen Fadenstückes, während das untere Fadenende weiterwachsend und sein vorderes Ende zu einer hyalinen Spitze umwandelnd sich zu einem normalen Rivulariaceenfaden vervollständigt. (In dem primären Faden a b der Figur 25 VIII finden sich die Grenzzellen g 1, g 2 und g 3; das zwischen g 1 und g 2 gelegene Fadenstück hat sich von g 2 abgelöst und wächst als Scheinast seitlich vorbei und vervollständigt sich zu dem Faden g_1a_1; g 2 wird dadurch zur Basalzelle des oberen Fadenendes. In diesem wiederholt sich der gleiche Verzweigungs-Prozess bei g 3.)

Die Hormogonienbildung beschränkt sich wie die Zelltheilung auf den mittleren und unteren Theil des Thallusfadens, und in der Anlage und dem Ausschlüpfen, sowie in dem Habitus entsprechen die Hormogonien denen der Oscillariaceen. Nur eine kleine Modification tritt bei der Hormogonienbildung der Rivulariaceen auf, welche durch die Existenz der Grenzzellen bedingt wird. Bei den Zelltheilungen, welche der Hormogonienbildung vorhergehen, werden neben theilungsfähigen Zellen auch Grenzzellen erzeugt, welche durch die Ausbildung der Hormogonien in eigenthümlicher Weise alterirt werden: dieselben werden durch den Druck, den die Hormogonien auf sie ausüben, zunächst zu flachen Scheiben (Fig. 25 IX g) comprimirt und bei dem Ausschlüpfen der Hormogonien aus der Gallertscheide werden sie von diesen aus der Scheide herausgestossen. Da sie in diesem Stadium in einen kleinen Cellulosering verwandelt erscheinen (Fig. 25 IX g 1), so muss eine Resorption der mittleren, zumeist zusammengedrückten Membranpartieen angenommen werden. Nachdem die Hormogonien zur Ruhe gekommen sind, wachsen sie zu je einem neuen Thallusfaden aus, wobei sich der Gegensatz zwischen einem oberen und unteren Fadenende (Fig. 25 X) schon sehr früh merklich macht.

Wo bei den Rivulariaceen Sporenbildung bereits beobachtet worden ist, wird nur die an die Basilarzelle angrenzende Fadenzelle dazu verwendet. Da die Rivulariaceen-Spore eine langcylindrische Gestalt besitzt (Fig. 25 VII s), so wird dieselbe bei ihrer basalen Lage und dem peitschenförmigen Habitus des ganzen Fadens von älteren Autoren als »Manubrium« bezeichnet. Die Keimung der Sporen erfolgt nach längerer Ruhezeit in verschiedener Weise. Die Spore verwandelt sich zwar nach Sprengung der äusseren Membranschichten in allen Fällen durch successive Zweitheilung in einem aus gleichwerthigen Zellen gebildeten Faden. Entweder wird aber dieser Keimfaden direkt zu einem *Rivularia*-Faden oder aber er giebt mehreren Thallusfäden den Ursprung, und zu letzterem Zweck kann ein doppelter Weg eingeschlagen werden. Einmal kann der aus normalen vegetativen Zellen bestehende Keimfaden direkt in mehrere Abschnitte zerfallen, die zu je einem neuen Thallus auswachsen; in anderen Fällen treten reichliche Zelltheilungen in dem Keimfaden auf und er verwandelt sich in eine Anzahl von kurzgliederigen Hormogonien.

4. Scytonemeen. Die Scytonemeen sind isolirt oder vermittelst der Gallertscheiden verklebt wachsende Pflanzen mit Spitzenwachsthum und reichlicher Verzweigung. Das Spitzenwachsthum zeigt die auffällige Erscheinung, dass es sich gewöhnlich gleichmässig auf die beiden Enden eines Fadens concentrirt, so dass derselbe beiderseits mit einer durch ihre Grösse ausgezeichneten abgerundeten

Scheitelzelle versehen ist. Die Gallertscheide, welche an den älteren Theilen des Fadens bisweilen sehr mächtig entwickelt ist und eine von innen nach aussen an Intensität abnehmende gelbe bis braune Färbung zeigen kann, ist über der Scheitelzelle nur sehr dünn, um nach rückwärts an Mächtigkeit zuzunehmen. Es tritt in den dickeren Scheiden eine eigentümliche Differenzirung in Schichten auf, welche gegen die Fadenspitze hin divergirend verlaufen und der Scheide das Ansehen geben, als sei sie aus einer grossen Zahl trichterförmig ineinander geschobener Stücke zusammengesetzt.

Der verzweigte Habitus der Scytonemeen beruht auf einer Scheinast-Bildung, die nach demselben Prinzip wie bei den Rivulariaceen erfolgt, aber bei dem rechtwinkeligen Abstehen der Scheinäste viel auffallender hervortritt (Fig. 25 I), als bei den Rivulariaceen. Bei *Tolypothrix* findet, wie bei den Rivulariaceen, die Verzweigung stets unterhalb einer Grenzzelle statt; bei *Scytonema* erfolgt sie dagegen unabhängig von den Grenzzellen. An jeder beliebigen Stelle kann der Zusammenhang zwischen zwei Zellen des *Scytonema*-Fadens aufgehoben werden und diese beiden sich trennenden Zellen fungiren als Scheitelzellen für die Bildung von Scheinästen. Dass in dieser Weise bei *Scytonema* ein fast regelmässig paarweises Auftreten der Scheinäste (Fig. 25 I) möglich ist, beruht eben darauf, dass den *Scytonema*-Fäden eine Differenzirung von Oben und Unten fehlt und beide Enden eines Zellfadens gleiche Entwicklungsvorgänge zeigen: demgemäss vermag auch jeder Theil des Thallusfadens sich wieder nach beiden Seiten hin weiter zu entwickeln, während bei den Rivulariaceen ein einseitiges Wachsthum streng innegehalten wird.

Die Fadenstücke, deren Enden als Aeste auswachsen, werden nur durch die Gallertscheide noch zusammengehalten, stehen aber sonst untereinander in keinem Zusammenhang mehr; durch Zerreissen der Gallertscheide und Isolirung der Fadenstücke kann daher eine Individuenvermehrung eintreten.

Bei der Hormogonienbildung der Scytonemeen wird, wie bei den Nostocaceen, die gestaltlose Gallertmasse aufgelöst und zwar beginnt dieser Prozess von der Scheitelzelle her anfangend, während die vegetativen Theile des Fadens in kürzere und längere Abschnitte, die Hormogonien, zerfallen. Die Sporenbildung beginnt am Ende der Vegetationsperiode unter Verwandlung der scheibenförmigen vegetativen Thalluszellen in solche von rundlicher oder eiförmiger Gestalt. Indem die Gallertscheide zerfliesst, bleiben die Sporen in unregelmässigen Haufen vereinigt.

5. Stigonemeen (Sirosiphoneen). Auch der Thallus der Stigonemeen, als deren wesentlicher Repräsentant die Gattung *Stigonema (Sirosiphon)* auftritt, besitzt ein Wachsthum vermittelst Scheitelzelle (Fig. 25 II) wie die Scytonemeen. *Stigonema* zeigt auch eine Verästelung des Thallus, aber diese beruht hier nicht mehr wie bei den anderen Schizophyceen auf der Bildung von Scheinästen sondern steht im innigsten Zusammenhang mit der veränderten Richtung der Zelltheilungen welche in den älteren Segmentzellen des *Stigonema*-Fadens vor sich gehen. In einzelnen Zellen des Fadens treten nämlich Theilungen durch Wände auf, welche parallel der Längsachse des Fadens gerichtet sind und gewöhnlich eine vegetative Fadenzelle in zwei, seltener in drei nebeneinander gelegene Tochterzellen spalten (Fig. 25 II). Eine dieser Zellen wird zur Scheitelzelle eines Seitenastes, indem in ihr die Zelltheilung in derselben Richtung sich wiederholt, wie bei der Zelltheilung, welche das Mehrreihig-Werden des Thallusfadens zur Folge hatte, d. h. senkrecht zu dem Zelltheilungsprozess in der Scheitelzelle des Hauptfadens. Diese Seitenäste stehen an der Hauptachse gewöhnlich einzeilig angeordnet. Die meisten von ihnen unter-

scheiden sich von dem Hauptspross durch ihren Bau. Denn nur einzelne unter ihnen werden nach Art des Hauptfadens mehrreihig; die übrigen bleiben dagegen einreihig und bewahren *Scytonema*-artigen Habitus. Auf diese einreihigen, unverzweigten Seitenäste beschränkt sich die Bildung der Hormogonien, deren Freiwerden, wie bei den Scytonemeen, unter Auflösung der vergallerteten Membran erfolgt. Ebenso wie bei der genannten Familie findet auch die Sporenbildung im Thallus statt. Grenzzellen treten zerstreut auch im Thallus der Stigonemeen auf, aber sie scheinen hier jede Bedeutung verloren zu haben.

6. Chroococcaceen. Bei den typischen Chroococcaceen wird die ganze Pflanze durch die einzelne Zelle repräsentirt (z. B. *Gloeocapsa*, Fig. 25 XI a) und dem entspricht es, dass nach jeder Zweitheilung der Zelle die Tochterzellen sich zu selbständiger Existenz isoliren. Dieser Fall tritt aber nicht immer sofort ein, da gewöhnlich die Vergallertung der Zellmembranen dafür sorgt, dass die Individuen längere oder kürzere Zeit familienweise zusammengehalten werden. Meistens zerfliessen die Gallerthüllen bald zu formlosen homogenen Massen, denen die einzelnen Zellen unregelmässig eingebettet sind. Bei *Gloeocapsa* dagegen bleiben die Gallerthüllen der einzelnen Individuen lange Zeit scharf umschrieben kenntlich und ganze Reihen von Generationen erscheinen so successive in die Gallerthüllen der Muttergenerationen eingeschachtelt. (Vergl. die Anfänge einer solchen Einschachtelung an der dreizelligen Familie Fig. 25 XI b).

Während der fadenförmige Habitus in den fünf vorher betrachteten und als Nostochineen zusammenfassbaren Schizophyceen-Familien auf dem stets in gleicher Richtung erfolgenden Theilungsprozess der Zellen beruht, (von dem nur in den Hauptfäden der Stigonemeen durch das Auftreten einer anderen Theilungsrichtung abgegangen wird), zeigt die Zelltheilungsfolge bei den Chroococcaceen eine grössere Mannigfaltigkeit. Bei den meisten Chroococcaceen wechselt bei aufeinander folgenden Zelltheilungen die Richtung derselben regelmässig. In manchen Fällen stehen die Theilungsebenen nach drei Richtungen senkrecht aufeinander wie bei *Gloeocapsa* (von denen man in der gegebenen Figur erst zwei constatiren kann: die erste von oben nach unten verlaufende Theilungsrichtung; die zweite Theilungsebene in der rechten Hälfte der Figur verläuft von links nach rechts, die dritte würde parallel der Papierfläche liegen). Bei anderen Gattungen erfolgen die Zelltheilungen nur in zwei aufeinander senkrechten Richtungen, wie bei *Merismopoedia*, wo sie zur Bildung einschichtiger Täfelchen führen. Haben die kugelförmigen Familien von *Gloeocapsa* oder die *Merismopoedia*-Platten ein gewisses Maximum erreicht, so zerfallen sie in einzelne grössere Bruchstücke, deren Zellen sich zu theilen fortfahren. Bei wenigen Gattungen erfolgt die Zelltheilung in der Weise, wie bei den Nostochineen, nur in einer Richtung, aber die Tochterzellen lösen sich sofort von einander oder, wo sie zeitweilig zu kurzen Fäden, wie bei *Synechococcus*, vereinigt bleiben, hat man doch in der Art der Vermehrung ein sicheres Kriterium, dass solche Gattungen nicht zu den Nostochineen gehören, da die charakteristische Fortpflanzung durch mehrzellige bewegliche Hormogonien ihnen abgeht. Die Vermehrung der Chroococcaceen erfolgt eben nur durch die beständige Zweitheilung der vegetativen Zellen und ein früheres oder späteres Selbständigwerden der Tochterzellen. (Ueber die Schwärmzellen von *Merismopoedia* vergl. pag. 306).

Die Entwicklung von Sporen ist bisher nur bei *Gloeocapsa* beobachtet worden. Die sämmtlichen Zellen einer Familie verändern dabei gleichzeitig ihren Habitus (Fig. 25 XII, XIII), indem sie sich an Stelle der gallertartig quellenden Membra-

der vegetativen Zellen mit einer derben auf der Aussenseite rauhen Membran umhüllen. Bei der Keimung geht durch successive Zweitheilung wieder eine normale vegetative Familie aus der Spore hervor.

Durch mannigfache biologische Eigenthümlichkeiten sichern sich die Schizophyceen ein höheres Interesse, als sie auf Grund ihrer morphologischen Verhältnisse, die eine ausserordentliche Eintönigkeit zeigen, beanspruchen können.

Von den Schizophyceen findet sich eine verhältnissmässig grosse Anzahl im Thallus der Flechten wieder, wo sie — als Gonidien bezeichnet — als nahrungserzeugende Elemente für gewisse Pilze aus der Gruppe der Ascomyceten fungiren. Der Thatsache gegenüber, dass viele Angehörige der Schizophyceen, aus allen Familien derselben, die Fähigkeit besitzen, ausserhalb des Wassers zu leben, und sie somit als besonders geeignet erscheinen, für die Ernährung der wasserscheuenden Pilze im Flechten-Thallus zu sorgen, ist es um so auffallender, dass Oscillariaceen bisher als Gonidien-Bildner nicht nachgewiesen worden sind. Wahrscheinlich ist die Fähigkeit der selbständigen Ortsveränderung, welche auch den vegetativen Oscillariaceen-Fäden eigen ist, die Ursache, welche die Oscillariaceen davor bewahrt, von den Pilzhyphen umsponnen und für deren Ernährung dienstbar gemacht zu werden.

Von denselben Schizophyceen, welche im Flechten-Thallus als ernährende Elemente fungiren, kommt ein Theil unter Lebensverhältnissen vor, welche den Verdacht rege machen, dass sie bisweilen selbst auf Kosten anderer Pflanzen leben möchten. Denn ob diejenigen Schizophyceen, welche innerhalb des Gewebes höherer Pflanzen nisten (vergl. pag. 172), ihren Wirthen wirklich gar keine organischen Substanzen entnehmen, erscheint mindestens fraglich gegenüber der Beobachtung, dass die Schizophyceen auch sonst gerade solche Standorte lieben, wo ihnen faulende organische Substanzen reichlich zur Verfügung stehen. Die Eigenschaft der Schizophyceen, trotz ihres eigenen Chlorophyllgehaltes, wenn auch nur theilweise auf fremde Kosten zu leben, kann um so weniger überraschen, wenn man sich die nahen Beziehungen vergegenwärtigt, welche die Schizophyceen mit den chlorophylllosen Schizophyten verbindet und welche die Veranlassung gegeben haben, die chlorophyllhaltigen Spaltalgen mit den chlorophyllfreien Spaltpilzen zu der Klasse der Schizophyten zu vereinigen. In morphologischer Beziehung stehen manche chlorophyllfreie Schizophytenformen den chlorophyllhaltigen Formen so nahe, dass man z. B. Gattungen, wie *Beggiatoa* und *Leptothrix*, direkt als chlorophyllfreie Oscillariaceen bezeichnen könnte. Die endophytisch lebenden Schizophyceen und andere chlorophyllführende Verwandte, die in Tümpeln stagnirend faulenden Wassers oder im schmutzigsten Hafenschlamm, wo keine andere marine Alge mehr zu existiren vermag, zu üppiger Vegetation befähigt sind, beweisen, dass in der Lebensweise kein schroffer Gegensatz zwischen den chlorophyllhaltigen Schizophyceen und ihren chlorophyllfreien, saprophytisch lebenden Verwandten besteht, sondern dass saprophytische Ernährung auch schon unter den chlorophyllführenden Schizophyceen auftreten kann und zwischen beiden Gruppen in Bezug auf die Lebensweise nur graduelle Unterschiede bestehen.

Mit den Schizomyceten theilen manche Schizophyceen die Eigenschaft, unter Verhältnissen, deren Combination noch nicht klar gelegt worden ist, durch beschleunigte Vermehrung plötzlich in kürzester Zeit sich zu einer enormen Indi-

viduenanzahl zu vermehren. Unter den Nostocaceen ist es vornehmlich *Anabaena (Limnochlide) Flos aquae*, von den Chroococcaceen *Polycystis ichthyoblabe* und Angehörige der Gattungen *Clathrocystis* und *Coelosphaerium*, welche nicht nur in kürzester Zeit die Oberfläche der Gewässer als »Wasserblüthe« vollständig zu überziehen vermögen, sondern bis in grössere Tiefen hinein so massenhaft verbreitet sein können, dass das Wasser seinen Charakter als tropfbare Flüssigkeit verliert und in einen dünnen Brei verwandelt erscheint. Auch ohne dass dieses Maximum der Vermehrung eintritt, können die Schizophyceen bei reichlichem Auftreten dem Fischbestand ihrer Wohnorte gefährlich werden.

Aller Wahrscheinlichkeit nach gehört zu den Schizophyceen auch die *Chroococcus*-artige, von ZANARDINI beschriebene *Dermogloea Limi*, welche im Sommer 1874 an den Küsten des adriatischen Meeres in ungeheueren wolkenartigen Massen von gelatinöser Beschaffenheit aus der Tiefe bis fast unter die Meeresoberfläche aufstieg, so dass sie das Versenken der Fischernetze erschwerte oder hinderte, und welche bei der schweren Schädigung, die sie dem Fischfang zufügte, die Einsetzung einer Untersuchungs-Commission von Seiten der Regierung veranlasste. Nach einigen Wochen verschwand diese Seeplage ebenso plötzlich, wie sie aufgetreten war. (ZANARDINI, Iconographia adriatico-mediterranea. Vol. III. Venezia.)

Eine fernere Eigenthümlichkeit der Schizophyceen ist die ausserordentliche Unempfindlichkeit gegen hohe Temperaturgrade und die Fähigkeit, in stark salzhaltigen Soolquellen vegetiren zu können. In dem bis auf 54° C. abgekühlten Wasser des Karlsbader Sprudels treten als erste Pflanzen Oscillariaceen auf und eine ähnliche Erscheinung zeigen die Schizophyceen in fast allen heissen Quellen (Gastein, Landeck, Nauheim, Aachen, Aqua albula bei Tivoli, die heissen Quellen im Tamburrothal bei Casamicciola). Eine noch grössere Gleichgiltigkeit gegen hohe Temperaturen zeigen gewisse Nostocaceen, welche in der Solfatara von Pozzuoli selbst an Stellen zu existiren vermögen, wo sie von den heissen salzsäurereichen Dämpfen der Fumarolen getroffen werden.

Diese Unempfindlichkeit der Schizophyceen gegen hohe Temperaturen, wie sie bei keiner anderen Pflanzengruppe bisher zur Beobachtung gelangt ist, hat in Verbindung mit der ausserordentlich niedrigen Organisation und dem vollständigen Mangel eines Befruchtungsprozesses COHN zu der Hypothese veranlasst, dass man in den Schizophyceen vielleicht jene Urpflanzen zu erblicken habe, welche als erste Organismen auf dem Erdball zu existiren vermochten, nachdem bei der fortschreitenden Abkühlung unseres Planeten organisches Leben auf ihm überhaupt möglich geworden war.

NAEGELI, Einzellige Algen. Zürich, 1849. — FISCHER, Beitr. zur Kenntniss der Nostochaceen. (Bern, 1853.) — DE BARY, Beitrag zur Kenntniss der Nostocaceen, insbesondere der Rivularien. (Flora. 1863.) — BORNET ET THURET, Notes algologiques. (Fasc. I, II. Paris 1876, 80.) — THURET, Obs. sur la reproduction de quelques Nostochinées. (Mém. d. l. Soc. imp. des Sc. nat. de Cherbourg, vol. V.) — THURET, Essai de classification des Nostochinées (Ann. des Sciences nat. ser. 6. Tome I.) — THURET, Note sur le mode de reproduction du Nostoc verrucosum. (Ann. des Sc. nat. ser. 3. Tome II.) — BORNET, Rech. sur les gonidies des Lichens. (Ann. des Sc. nat. ser. 5. Tome XVII.) — BORNET, Deuxième note s. l. gonidies des Lichens. (Ann. des Sc. nat. ser. 5. Tome XIX.) — JANCZEWSKI, Observ. s. la reproduction de quelques Nostochacées. (Ann.des Sc. nat. ser. 5. Tome XIX.) — BORZI, Note alla morfologia e biologia delle alghe Ficocromacee. (Nuovo giornale Botanico Italiano. Vol. X und XI.)

Bewegung und Lebensweise: SIEBOLD, Einzellige Pflanzen und Thiere. (Zeitschrift f. wiss. Zoologie. 1849. Bd. I.) — COHN, Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. (Archiv für microsc. Anat., Bd. III. 1867.) — ENGELMANN, Ueber die Bewegungen der Oscillarieen und Diatomeen. (Bot. Zeit. 1879.)

Die Muscineen.

Von

Prof. Dr. K. Goebel.

Einleitung.

Die Gruppe der Muscineen umfasst zwei engverwandte, äusserlich aber immerhin ziemlich scharf von einander abgegrenzte Reihen, die der Leber- und die der Laubmoose. Sie unterscheiden sich von den häufig als Thallophyten[1]) zusammengefassten Pflanzen, den Algen und Pilzen nicht sowohl durch ihre vegetative Gliederung, als durch ihren eigenthümlichen Generationswechsel. Was die erstere betrifft, so ist der Vegetationskörper mancher Lebermoose ein echter Thallus, während die höheren Formen beblätterte Stämmchen bilden, die bei den Lebermoosen mit drei Reihen Blättern versehen sind (von denen häufig die eine dem Substrate zugewandte fehlt) und meist dem Substrate angeschmiegt wachsen, während die Laubmoose meist aufrecht wachsende, d. h. radiäre und orthotrope Stämmchen besitzen. Die Geschlechtsorgane, welche an diesen Vegetationskörpern sitzen, werden als Antheridien und Archegonien bezeichnet. In den ersteren, kugeligen oder keulenförmigen, meist gestielten Körpern entstehen die Spermatozoiden, in letzteren die Eier, und zwar in jedem Archegonium eines. Ein Archegonium ist eben nichts anderes als ein etwas complicirter gebautes Oogonium, und ich halte daher im Anschluss an SACHS den ersten Namen für überflüssig, da der letztere die allgemeinere Bezeichnung in sich schliesst. Da indess der Name Archegonium ein seit BISCHOFF eingebürgerter ist, so mag er der Einfachheit halber auch im Folgenden beibehalten werden, und hier nur betont sein, dass so wenig man für die Antheridien der Algen und Moose verschiedene Namen wählt, so wenig dies eigentlich auch für die weiblichen Geschlechtsorgane berechtigt ist. — Das Archegonium ist im Allgemeinen von flaschenförmiger Gestalt. Es besteht aus einem basalen, etwas angeschwollenen Theil, welcher die Eizelle enthält, und einem Hals, welchem die Function zukommt, die Spermatozoïden

[1]) Die Unterscheidung der Pflanzen in Thallophyten und Cormophyten ist ebensowenig eine principielle, als die in Phanerogamen und Kryptogamen, die erstere Bezeichnung mag aber beibehalten werden, wenn man — ganz abgesehen von der eigentlichen Bedeutung derselben — darunter die Gesammtheit der Algen und Pilze versteht, während die zweite grosse Abtheilung der »Kryptogamen« von den Archegoniaten gebildet wird, welche Moose, »Gefässkryptogamen« (Pteridophyten) und Gymnospermen umfassen. — Innerhalb jeder dieser Gruppen, deren Bezeichnungen eben nur Sammelbegriffe sind, findet sich dann eine Anzahl mehr oder weniger mit einander verwandter Reihen. — Die Stellung der Angiospermen, resp. der Ort, wo dieselben anknüpfen, ist auch nach dem heutigen Stand der Forschung noch nicht ganz aufgeklärt. Näheres darüber in dem Abschnitt des Handbuchs über vergleichende Entwicklungsgeschichte.

zur Eizelle zu leiten. Im Jugendzustand ist dieser Canal oben geschlossen un
von einem später verschleimenden Zellstrange erfüllt. Aus der befruchteten Ei
zelle geht nun die zweite ungeschlechtliche Generation, die Sporenfrucht, hervo
von Sachs, um sie von anderen ähnlich bezeichneten Gebilden zu unterscheide
passend Sporogonium genannt. — Das Sporogonium entsteht aus der Eizelle
indem sich dieselbe in einen Zellkörper verwandelt, der oft complicirter geba
ist, als der Vegetationskörper. So vor Allem bei den Laubmoosen. Wir finde
hier am Sporogonium z. B. Spaltöffnungen, welche den Laubmoosblättern un
Stämmchen vollständig abgehen (auch das Sporogonium von *Anthoceros* besit
solche, während der Thallus nur »Schleimspalten« aufweist, bezüglich welcher d
spezielle Theil zu vergleichen ist) und durch komplicirte Gewebedifferenzirunge
sehen wir Einrichtungen getroffen, welche den Zweck haben, die Kapsel zu öffne
und die Sporen auszustreuen.

Das Sporogonium lebt zum allergrössten Theil auf Kosten des Vegetation
körpers, an welchem das befruchtete Archegonium sitzt, es ist im physiologische
Sinne die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, ein Parasit der g
schlechtlichen. Der Archegoniumbauch, in welchem die Eizelle liegt, erweite
sich, dem Wachsthum des Embryo folgend, und wird in diesem Zustand
Calyptra bezeichnet. Bei *Riccia*, der niedersten Form einer Lebermoosreihe, d
der Marchantiaceen, bleibt das Sporogonium zeitlebens in der Calyptra ein
schlossen. Die Sporen werden frei, indem der Thallustheil, in welchem d
Sporogonium eingesenkt ist, verwittert. Aber auch bei den andern Lebermoos
bringt der Embryo, das junge Sporogonium, den grössten Theil seines Dasei
im Archegonienbauche zu. Bei *Pellia epiphylla* z. B., einer unserer häufigsten e
heimischen thallosen Jungermannien, erfolgt die Reife der Geschlechtsorgane
die Befruchtung im Mai. Der Embryo braucht zu seiner Ausbildung den gan
Sommer, im Herbst ist er im wesentlichen fertig, um dann im nächsten Früh
nach plötzlicher energischer Streckung des Stieles die Calyptra zu durchbrech
und die Sporen auszustreuen, ein Vorgang, der binnen wenigen Tagen sich a
spielt. Bei *Anthoceros* führt das Sporogonium kein so ephemeres Leb
es besitzt nämlich an seiner Basis interkalares Wachsthum, während oben d
Sporen ausgestreut werden, bilden sich unten neue, und dieser Entwicklungs
kann lange fortgehen; es giebt ausländische Arten, welche Sporogonien v
7 Centim. Länge besitzen. Während bei den Lebermoosen die Calyptra a
durchbrochen wird und als scheidige Hülle an der Basis des Sporogoniu
stehen bleibt, reisst der langgestreckte, spindelförmige Laubmoosembryo d
Calyptra an deren Basis ab, und hebt sie so auf verschiedene Weise als M
auf seinem Scheitel empor. Es braucht das Sporogonium einzelner Laubm
zu seiner Entwicklung länger als ein Jahr (*Polytrichum*-Arten, *Hypnum*
castrensis.)

Die Aufgabe der Sporogonien ist es zunächst, Sporen zu produciren
einfachsten geschieht dies bei *Riccia*, hier gestaltet sich der Embryo zu e
kugeligen Zellkörper, dessen sämmtliche Zellen, mit Ausnahme der periphe
Wandschicht zu Sporenmutterzellen werden, aus denen je vier Sporen hervor
Bei den höher stehenden Formen aber unterscheidet man am Sporogonium
Fuss, resp. einen Stiel, der sich häufig ins Gewebe des Vegetationskörpers
bohrt, und eine Kapsel, welche die Sporen bildet. Die Differenzirung inne
der Kapselanlagen in die Zellen, aus welchen die Sporenmutterzellen hervor
und die, welche zur Wandbildung oder sonstwie verwendet werden, erfolgt

früh. Denjenigen Zellkomplex, aus dem die Sporenmutterzellen hervorgehen, bezeichne ich hier, wie bei den Gefässkryptogamen[1]) als Archesporium. Es ist dasselbe meist eine Zellschicht, bei manchen Jungermannieen besteht es nach LEITGEB's Angaben aus einigen über einander gelagerten Zellschichten. Bei *Riccia* und den Laubmoosen gehen aus dem Archespor nur Sporenmutterzellen hervor. Bei der Mehrzahl der Lebermoose aber bleibt eine Anzahl der Zellen steril und diese fungiren entweder nur als »Nährzellen« der Sporenmutterzellen, welch letztere die in ersteren aufgespeicherten Stoffe allmählich aufzehren (Beispiel: *Rulla)* oder sie gestalten sich zu spindelförmigen mit schraubenförmigen Verdickungen versehenen Schleudern oder Elateren, welchen die Auflockerung des Sporenkomplexes bei der Aussaat zukommt.

Die Gewebebildung bei den Muscineen ist keine so mannigfaltige wie bei den Thallophyten. Während die komplicirteren Gewebekörper der letzteren entweder durch Verflechtung resp. Verschmelzung ursprünglich getrennter Elemente oder als durch Zellfächerung entstandene Zellkörper zu Stande kommen, treffen wir bei den Muscineen nur den letzteren Modus, der von hier an der einzige bleibt. Die anatomische Gliederung ist aber auch eine sehr einfache, entweder sind alle Zellen der Vegetationskörper gleichartig, wie bei manchen thallosen Jungermannien, oder es differenzirt sich ein assimilatorisches Gewebesystem von einem leitenden, wie bei den Marchantiaceen. Das Stämmchen der beblätterten Formen zeigt meist eine verdickte Rindenschicht, und bei den Laubmoosen häufig einen axilen Strang gestreckter Zellen, wie er auch die »Mittelrippe« vieler thallosen Formen durchzieht. — Bei den höchst entwickelten Formen setzen sich von den Blattrippen ausgehende Stränge an den Stammstrang an. Eigenthümliche Schleimgänge finden sich im Thallus von *Fegatella,* gestreckte isolirte Faserzüge in dem von *Preissia,* beide Gattungen der Marchantiaceen.

Bei der Keimung der gewöhnlich einzelligen Sporen bildet sich nicht direkt der Vegetationskörper, sondern ein Vorkeim, an welchem dann erst, seitlich oder an der Spitze, die eigentliche Pflanze entsteht.

Die Form dieses Vorkeims ist eine sehr mannigfaltige und soll unten noch specieller beschrieben werden. Am auffallendsten ist er bei den Bryineen unter Laubmoosen, wo er als Protonema bezeichnet wird, und die Gestalt einer verzweigten Fadenalge, etwa einer *Cladophora* hat. Bei den einfachen Lebermoosformen unterscheidet er sich weniger von dem eigentlichen Vegetationskörper. Dieser letztere besitzt weder bei Laub- noch bei Lebermoosen Wurzeln im Sinne der höheren Pflanzen, ihre Funktion wird übernommen von einfachen oder septirten Schläuchen, die man als Rhizoïden bezeichnet hat. — Ausserordentlich reich ist bei beiden Reihen die Vermehrung durch Brutknospen und ähnliche Bildungen. Bei den Laubmosen z. B. ist fast jede Zelle im Stande, einem neuen Pflänzchen den Ursprung zu geben.

Während man eine Zeitlang geneigt war, die Lebermoose in verschiedene, unter sich und den Laubmoosen gleichwerthige Reihen aufzulösen, hat sich in neuerer Zeit herausgestellt, dass die Beziehungen dieser Reihen unter sich so enge sind, dass es durchaus berechtigt und geboten erscheint, dieselben als eine Familie, die der Lebermoose zusammenzufassen. Die beiden Familien lassen sich etwa folgendermassen kurz charakterisiren:

1. Lebermoose. Aus der Spore entsteht ein meist kleiner, kurzlebiger

[1]) Vergl. Beiträge zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeit. 1880.

Vorkeim, aus dem sich die geschlechtliche Generation entwickelt. Diese hat bei den niederen Formen die Gestalt eines gabelig verzweigten, flachen Thallus (Ausnahme *Riella)*, bei den höheren die eines beblätterten, mit Ausnahme von *Haplomitrium*, kriechenden, mit zwei bis drei Blattreihen besetzten Stämmchens, welches — abgesehen von der einen beblätterten Form, dem *Haplomitrium*, und einer thallosen, der Gattung *Riella*, einen Unterschied zwischen der dem Substrate zugewandten Seite, der Bauchseite, und der dem Lichte zugekehrten Seite, der Rückenseite erkennen lässt, also dorsiventral gebaut ist. — Die zweite, ungeschlechtliche Generation bleibt bis zur Sporenreife in den erweiterten Archegoniumbauch, die Calyptra, eingeschlossen, durch die Streckung des Stieles wird dieselbe durchbrochen (bezügl. *Riccia* s. oben) und die auf verschiedene Weise aufreissende Kapselwand entlässt die Sporen. Bezüglich des Baues und der Entwicklung der Sporogonien finden sehr beachtenswerthe und charakteristische Differenzen zwischen den einzelnen Reihen statt, bezüglich derer der specielle Theil zu vergleichen ist.

2. Laubmoose. Der Vorkeim, welcher aus der Spore hervorgeht (das Protonema) ist hier viel kräftiger entwickelt, er besteht aus verzweigten Zellreihen oder aus einem thallosen Körper, besitzt oft besondere Assimilationsorgane, und ist im Stande, fortzuvegetiren, selbst wenn beblätterte Pflanzen als Seitenknospen an ihm entstanden sind. Der Vegetationskörper ist hier immer ein beblättertes Stämmchen, wenngleich oft von winzigen Dimensionen und kurzer Dauer *(Ephemerum)*, gewöhnlich radiär und orthotrop, mit zwei oder mehr Blattreihen, seltener dorsiventral. — Die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, bleibt nur kurze Zeit in der Calyptra eingeschlossen, reisst dann dieselbe ab und hebt sie als Mütze empor. Erst jetzt beginnt im Innern des spindelförmigen Embryos die Differenzirung in Stiel (»seta«) und Kapsel. Die von einer deutlich entwickelten Epidermis überzogene Kapsel, wirft bei ihrer Reife gewöhnlich ihren obern Theil in Form eines Deckels ab und entlässt dann die Sporen.

Historisches.[1]) Die Antheridien und Archegonien der Muscineen waren schon den Bryologen des vorigen Jahrhunderts, SCHMIEDEL (1718—1792, er untersuchte die Lebermoose) und HEDWIG (1736—1799) bekannt, und wurden von ihnen nach der äusserlichen Aehnlichkeit mit den Staubgefässen und Fruchtknoten der Phanerogamen identificirt. NEES VON ESENBECK sah 1822 die Spermatozoiden von *Sphagnum*, hielt dieselben aber für Infusorien, UNGER dagegen erklärte sie 1837 für männliche Befruchtungsorgane. Eine umfassende entwicklungsgeschichtliche Bearbeitung fanden die Muscineen, nachdem NAEGELI's Arbeiten den Anstoss und die Grundlage zu derartigen Untersuchungen gegeben hatten, in HOFMEISTER's »vergleichenden Untersuchungen.« Was seither erschienen ist, vor Allem LEITGEB's sehr eingehende Untersuchungen haben zwar sehr werthvolle Ergänzungen und Berichtigungen gebracht, allein nicht die fundamentale Bedeutung, welche dem HOFMEISTER'schen Werke zukommt. HOFMEISTER hatte schon 1851 aus seinen Beobachtungen den Schluss gezogen,[2]) »das Prothallium der Gefässkryptogamen sei morphologisch gleichbedeutend mit den blatttragenden Moospflanzen, die beblätterte Pflanze eines Farnkrauts, eines *Lycopodium*, einer Rhizocarpee gleichbedeutend mit der Moosfrucht.« Bei Moosen wie bei Farnen findet eine Unterbrechung der vegetativen Entwicklung durch die Zeugung, e

---

[1]) Vergl. SACHS, Geschichte der Botanik, pag. 472 u. a. and. O.

[2]) Vergl. SACHS a. a. O., pag. 475.

Generationswechsel statt, bei den Gefässkryptogamen sehr bald nach der Keimung, bei den Moosen um vieles später.« Und in den vergleichenden Untersuchungen, pag. 139, »Moose und Farne bilden somit eines der auffälligsten Beispiele eines regelmässigen Wechsels zweier in ihrer Organisation weit verschiedener Generationen. Die erste derselben, aus der keimenden Spore hervorgegangen, entwickelt Antheridien und Archegonien, bald wenige, bald viele. In der Centralzelle des Archegonium entsteht in Folge der Befruchtung durch die aus den Antheridien entleerten Spermatozoïden die zweite Generation, bestimmt Sporen zu erzeugen, deren sie stets eine weit grössere Anzahl bildet, als die erste Generation Anlagen zur Frucht trug. Das vegetative Leben ist bei den Moosen ausschliesslich der ersten, ausschliesslich die Frucht- (resp. Sporen-) bildung der zweiten Generation zugetheilt. Nur der belaubte Stengel wurzelt,[1]) die Sporenbildende Generation zieht ihre Säfte aus jenem. Die Frucht (das Sporogonium) ist meist von viel kürzerer Lebensdauer, als die blättertragende Pflanze. Bei den Farnen ist das Verhältniss ziemlich umgekehrt. Zwar treiben die Prothallien Haarwurzeln (Rhizoïden) — aber das Prothallium lebt weit kürzere Zeit als die wedeltragende Pflanze, die in den meisten Fällen mehrere Jahre vegetiren muss, bis sie zur Fruchtbildung gelangt.« Mit diesen Sätzen war eine der wichtigsten morphologischen Beziehungen im ganzen Pflanzenreiche klar gelegt. Heute gehören die Muscineen Dank namentlich den LEITGEB'schen Untersuchungen und andern bei den Literaturangaben zu nennenden zu den entwicklungsgeschichtlich best bekannten Pflanzen. Die folgende Darstellung wird versuchen, einen vergleichenden Ueberblick über die Naturgeschichte derselben zu geben.

Auf Einzelnheiten, namentlich bezüglich des Zellenaufbaus konnte schon deshalb nicht eingegangen werden, weil diese ohne eine grössere Anzahl von Abbildungen nicht gegeben werden können. Solche standen mir hier nicht zu Gebot. Uebrigens giebt es vielleicht in der Botanik nichts Ermüdenderes, als die Beschreibung von Zelltheilungsfolgen, so nothwendig und nützlich die Kenntniss derselben in manchen Fällen für den Fachmann ist. Was die Zellenanordnung betrifft, so bin ich hier natürlich der Terminologie von SACHS gefolgt, deren Begründung in dem Abschnitt über allgemeine Entwicklungsgeschichte näher dargestellt werden soll.

I. Die Lebermoose.

Literatur: (Einzeluntersuchungen werden, soweit sie in Betracht kommen, im Texte citirt werden) MIRBEL, Recherches anatomiques et physiologiques sur la Marchantia polymorpha, Mém. de l'acad. des sciences de l'inst. de France T. XIII. 1835. BISCHOFF, Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus den Gruppen der Marchantiaceen und Riccieen. Nova Acta, Leopold. Carol. Vol. XVII. P. II. (1835). GOTTSCHE, Ueber Haplomitrium Hookeri ibid. Vol. XX. p. 1.; NAEGELI, versch. Aufsätze in NAEGELI und SCHLEIDEN, Zeitschrift für wissensch. Botanik; HOFMEISTER, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851, und Ergänzungen und Berichtigungen dazu in PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. III.; LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 1—6, 1874—1881; JANCZEWSKI, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums, Bot. Zeit. 1872; STRASBURGER, die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei Marchantia polymorpha, Jahrb. für wissensch. Bot. VII. pag. 409; KIENITZ-GERLOFF, vergleichende Untersuchuugen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums, Bot. Zeitg. 1874, und Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporog. Bot. Zeit3. 1875; KNY, Entwicklung der laubigen Lebermoose, in PRINGSHEIM's Jahrb. für wissensch. Botanik, IV. pag. 64, und über Bau und Entwicklung

[1]) Vergl. übrigens das unten über die Embryonen von *Anthoceros* Gesagte.

der Riccieen, ibid. V. pag. 364; GOEBEL, Zur Embryologie der Archegoniaten, in Arbeiten des Bot. Instituts zu Würzburg, Bd. II. Heft III; GOTTSCHE, LINDENBERG und NEES VAN ESENBECK, Synopsis Hepeticarum Neuenburg 1844—1847; DUMORTIER, Hepaticae Europaae 1874; LIMPRICHT, Die Laub- und Lebermoose in Kryptogamenflora von Schlesien herausgeg. von F. COHN, Breslau 1877 (I. Bd. Lebermoose, pag. 241—352). — Vor Allem sei für das Folgende auf die genannte LEITGEB'sche entwicklungsgeschichtliche Monographie verwiesen.

Die Lebermoose.

a) Die Vegetationsorgane. — Die Lebermoose stehen den Laubmoosen sowohl an Zahl der Arten, als der Individuen nach, auch ihr Vorkommen ist ein viel beschränkteres. Vor Allem sind sie auf feuchte, schattige Standorte angewiesen und selten überziehen sie wie die Laubmoose grössere Strecken. Am auffallendsten treten oft manche Marchantieen hervor, die wie z. B. *Fegatella conica* an feuchten Steinen, Mauern etc. eine zusammenhängende Decke bilden, und diejenigen Jungermannien, die auf Baumstämmen in grösseren oder kleineren Rasen wachsen. Gewöhnlich aber ist ihr Vorkommen, wie erwähnt, ein mehr lokal beschränktes. Nur eine einzige Gattung (mit einer Art) ist unter ihnen, deren Vegetationskörper in Form eines beblätterten Stämmchens, ähnlich wie die meisten Laubmoose, aufrecht wächst, dies ist das in Deutschland seltene *Haplomitrium Hookeri*. Die sämmtlichen andern Lebermoose wachsen dem Substrate angeschmiegt, und sind an demselben durch einzellige Rhizoïden befestigt[1]. Die dem Substrate zugekehrte Seite ist von der Oberseite verschieden, die Lebermoose sind somit in ihrer überwiegenden Mehrzahl als dorsiventrale Pflanzen zu bezeichnen. In der äusseren Gliederung der Lebermoose finden auffallende Verschiedenheiten statt, die aber durch Zwischenformen miteinander verbunden sind.

Bei den meisten Formen ist der Vegetationskörper ein bandförmiger Thallus, an dem, wie dies ja schon in dem Begriffe Thallus liegt, eine Gliederung in Stamm und Blatt nicht stattfindet, oder die Stelle der Blätter durch zuweilen blattähnliche auf der Unterseite des Thallus stehende Schuppen vertreten ist. Die wichtigsten Functionen der Blätter höherer Gewächse wie Assimilation, Athmung, Transpiration etc. werden aber von der Thallusfläche selbst versehen, und jene Schuppen auf der Unterseite haben meist nur die Bedeutung von Schutzorganen, namentlich zu Gunsten des Vegetationspunktes. Beispiele für solche thallose Formen bieten die Gattungen *Aneura* und *Pellia* unter den Jungermannien; die Marchantieen und die Anthoceroteen. Auf der Schattenseite treten Rhizoiden auf, und nahe am Scheitel des Pflänzchens finden sich bei den meisten Formen keulenförmige Papillen, welche die Function der Schleimabsonderung haben. Es quillt nämlich eine unter der dünnen Cuticula dieser einzelligen Haare gelegene Schicht der Cellulosewand beträchtlich auf, die Cuticula wird gesprengt, und der Schleim auf diese Weise auf den Vegetationspunkt ergossen, so dass derselbe von einer Schleimlage eingehüllt ist, die vermöge ihrer Eigenschaft als wasseranziehende Substanz namentlich den Zweck haben dürfte, den Vegetationspunkt gegen Trockenheit zu schützen, wie denn die Lebermoose grösstentheils gegen trockene Luft ausserordentlich empfindlich sind. (Eine Ausnahme bilden z. B. die trockenen Substraten angepassten rindenbewohnenden Formen.)

---

[1]) Eine eigenthümliche Ausnahmstellung nehmen die Riellen ein; ihr unten näher zu beschreibender, schraubenförmig gewundener Vegetationskörper wächst aufrecht.

Dieselbe Function der Schleimabsonderung, welche somit den Keulenpapillen zukommt, haben bei den Anthoceroteen die Schleimspalten, welche sich auf der Unterseite des Thallus befinden. Diese Schleimspalten bilden sich dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel. Wie bei der Bildung einer Spaltöffnung spaltet sich die Membran zwischen zwei Zellen, und die so entstandene Spalte führt auf einen mit Schleim gefüllten Intercellularraum zu. Es sind indess keine besonders ausgebildeten »Schliesszellen« vorhanden, sondern die Bildung der Spalte erfolgt zwischen zwei ganz beliebigen Zellen. Die eigenthümlichen Nostoccolonieen, die in diesen Schleimhöhlen sich ansiedeln, sollen unten geschildert werden, hier mag nur noch so viel bemerkt werden, dass Spaltöffnungen als Sekretionsorgane auch bei höheren Pflanzen vorkommen, wo durch sie theils Wasser ausgeschieden wird, wie bei den in weiter Verbreitung sich findenden Wasserspalten, theils andere Stoffe, wie z. B. Zucker in den Nektarien mancher Blüthen.

Von den einfachsten, ungegliederten thallosen Formen ausgehend, ist nun in zwei differenten Reihen eine weitere Komplication in der Ausbildung des Vegetationskörpers der Lebermoose eingetreten. In der einen Reihe sehen wir in einer Abtheilung derselben, nämlich in der Familie der Jungermannieen die äussere Gliederung des Vegetationskörpers eine reichere werden, es bilden sich aus den thallosen (auch als »frondose«[1]) zusammengefassten) Formen allmählich die foliosen heraus, bei denen, wie dies ja schon im Worte liegt, der Vegetationskörper in Stamm und Blatt gegliedert ist. In der andern Reihe, der der Marchantiaceen, ist es die anatomische Gliederung des Vegetationskörpers, die einen höheren Grad der Differenzirung erreicht, während er in seinem Aeussern noch mit den thallosen Formen übereinstimmt.

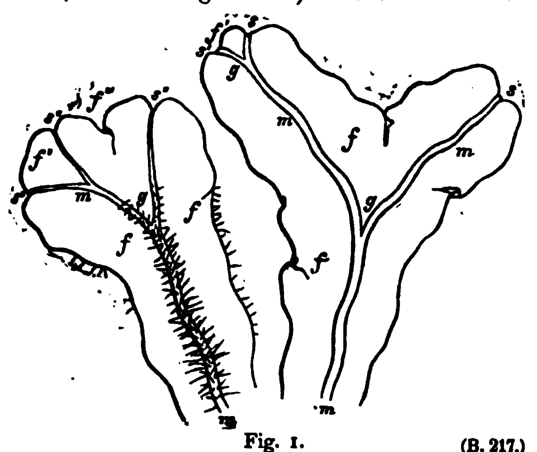


Fig. 1. (B. 217.)

Thallus von *Metzgeria furcata* (nach SACHS) (etwa 10 mal vergr.) rechts von der Ober- (Rücken-) seite, links von der Unter- (Bauch-) seite aus gesehen. m Mittelnerv, s s' s'' die Scheitelregion, f einschichtiger Theil des Thallus.

Der Bau der letzteren bei den thallosen Jungermannien ist ein sehr einfacher, indem die sämmtlichen Zellen des Thallus, soweit sie nicht zur Bildung von Geschlechtsorganen, Wurzelhaaren etc. verwendet werden, einander im Wesentlichen gleichartig, also weder eine Epidermis noch ein assimilirendes oder leitendes Gewebe von einander zu unterscheiden sind. Die einzige Gliederung des Thallus besteht im Auftreten einer »Mittelrippe«. Diese ist in manchen Fällen nichts als der mittlere, verdickte

[1]) Diese Bezeichnung erscheint mir entbehrlich, sie ist synonym mit dem oben gebrauchten Ausdruck thallos. Dass die Bezeichnung Thallophyten nicht eine streng systematische sein kann, ist ohnehin wohl kaum mehr in Abrede zu stellen. Unter den Algen z. B. giebt es eine ganze Anzahl von Formen die nicht als Thallophyten, sondern als Cormophyten zu bezeichnen sind, d. h. eine deutliche Gliederung in Stamm und Blatt zeigen, auch Wurzeln (aber ohne Wurzelhaube) besitzen, wie z. B. die *Sargassum*-Arten. Der Vegetationskörper einer *Pellia* z. B. trägt alle Merkmale eines Thallus, und muss deshalb auch als solcher bezeichnet werden; an überflüssigen Terminis hat die Botanik ohnehin keinen Mangel.

Theil des Thallus, der ohne irgend eine scharfe Grenze in die mehrschichtigen seitlichen Partieen übergeht, so z. B. bei *Pellia*. Schärfer hervor tritt sie bei den Formen, welche einen einschichtigen Thallus und eine mehrschichtige Mittelrippe haben, wie z. B. *Metzgeria, Symphyogyna, Blyttia*. Bei den beiden letztgenannten Pflanzen ist die Mittelrippe zudem durchzogen von einem Bündel sehr langgestreckter, an ihren Enden scharf zugespitzter Zellen, deren Membranen etwas verdickt und mit spaltenförmigen Tüpfeln besetzt sind. So namentlich auch bei *Moerkia*, und Aehnliches findet sich bei der einheimischen Gattung *Blasia*. Sehr eigenthümliche Verdickungen finden sich im Thallusgewebe von *Pellia epiphylla*, während sie dem der nahe verwandten und sehr ähnlichen *P. calycina* fehlen. Es sind dies den Innenwänden der Zellen (mit Ausnahme der obersten und einigen Lagen der untersten) aufgesetzte ringförmige Verdickungen aus Cellulose, die zuweilen violett gefärbt sind. Die Ringe verlaufen ihrer Mehrzahl nach rechtwinkelig zur Thallusoberfläche und da die einzelnen Verdickungen zweier aneinander anstossender Zellen auf einander stossen, so bilden diese Verdickungen ein den Thallus durchsetzendes Gerüste, dessen einzelne Glieder hie und da mit einander durch die Thallusoberfläche parallel oder schief zu derselben verlaufende Verdickungsleisten verbunden sind.

Viel ausgebildeter ist aber die Gewebedifferenzirung in der Marchantieenreihe. Bei den höchstentwickelten Formen derselben finden wir eine, von eigenthümlichen Oeffnungen durchbrochene Oberhaut und unter derselben ein chlorophyllführendes Assimilationsgewebe. Diesem folgt ein chlorophyllloses Gewebe dem wesentlich die Function der Stoffleitung und Aufbewahrung zukommt, und das bei einigen Formen durchzogen ist theils von Schleimgängen (*Fegatella*) theils von Zügen sklerenchymatischer Faserzellen (*Preissia*), ausserdem werden in bestimmten Zellen des Thallus Excrete in Form sogen. Oelkörper, dunkelbrauner Massen, welche die betreffenden Zellen ganz erfüllen, und die im Stoffwechsel weiter keine Verwendung finden, ausgesondert. Diese Oelkörper finden sich auch in der Jungermanniceenreihe, aber nicht in besondern Zellen, sondern im Gewebe vertheilt.

Was nun die äussere Gliederung der Jungermannieenreihe betrifft, so beginnt dieselbe, wie erwähnt, mit den oben geschilderten einfachen thallosen Formen. Mit diesen stimmen in ihrer Gliederung auch die Anthoceroteen überein, die sich aber durch die Bildung ihrer Geschlechtsorgane und namentlich ihres Sporogoniums auffällig von den Jungermannieen unterscheiden. Bei der Gattung *Anthoceros* selbst ist der Thallus mehrschichtig, und bildet eine mehr oder weniger runde Scheibe, an deren Rand zahlreiche Vegetationspunkte sich befinden. *Dendroceros* besitzt eine mächtige Mittelrippe, an die nur beiderseits die einschichtige, am Rande kraus gefaltete Thallusfläche ansetzt. In den Thalluszellen befindet sich im Unterschied zu allen anderen Lebermoosen, ein scheibenförmiger Chlorophyllkörper, welcher den Zellkern verdeckt. (Früher hielt man das kuglige im Innern des Chlorophyllkörpers liegende Gebilde für den Zellkern; wie SCHMITZ[1]) nachgewiesen hat, entspricht derselbe aber vielmehr den Amylumkugeln in den Chlorophyllkörpern der Algen, während der Zellkern die erwähnte Lage hat.)

Wie *Anthoceros*, so sind auch die thallosen Glieder der Jungermannieenreihe flache, dem Substrat angeschmiegte Pflänzchen. Eine Sonderstellung nimmt nur die

[1]) Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilk. v. 13. Juli 1880, pag 10 des Sep. Abdr.

eigenthümliche Gattung *Riella* (Fig. 2) ein, die deshalb hier zuerst erwähnt sein mag. Schon ihre Lebensweise ist eigenthümlich, *Riella* ist nämlich eine untergetauchte Wasserpflanze, die im Grunde von See'n, in einer Tiefe von etwa 1 Decim. wurzelt. Auch andere Lebermoose wie *Pellia* und *Marchantia* vermögen zwar im Wasser zu vegetiren, allein es geschieht dies nur ausnahmsweise, und die Pflanzen sind dann steril. Unter den Riccien dagegen giebt es zwei Arten, *Riccia natans* und *Riccia fluitans*, die auf dem Wasser schwimmen, sie bilden aber auch Landformen[1]), und diese sind es ausschliesslich, oder doch wenigstens ganz vorzugsweise die zur Fructification gelangen. *Riella* dagegen legt wie erwähnt ihren ganzen Entwicklungsgang im Wasser zurück, und zwar in sehr kurzer Zeit, sie braucht zu ihrer Entwicklung sechs Wochen bis zwei Monate[2]). Den Habitus (vgl. Fig. 1) beschreibt MONTAGNE folgendermassen: »Man denke sich eine, hier durch eine Rippe gebildete Achse, um die sich in regelmässigster und zierlichster Weise ein häutiger, 5 Millim. breiter Flügel windet, vom schönsten Grün und von äusserster Zartheit, derart, dass er mit ihr eine Art Schraube oder Wendeltreppe bildet, von Gestalt eines umgekehrten (mit der Spitze nach unten stehenden) Kegels. Die Höhe der ganzen Pflanze beträgt etwas mehr als 5 Centim. — Der Thallus ist derart ausgebildet, dass er im Wasser nie eine andere Richtung als die der Vertikalen annehmen kann. Dies geht soweit, dass wenn man ihn aufweicht, auseinanderfaltet und ins Wasser fallen lässt, man die Pflanze immer »perpendikulär« zu Boden sinken sieht. — Der Flügel beginnt erst in einiger Entfernung vom Grunde, so dass der untere Theil (etwa ein Drittheil der Pflanze) nur aus der runden, stielförmigen »Rippe«, der Achse besteht, die in eine knollige, mit einem dichten Rhizoidenfilz besetzte Anschwellung endigt. — In diesem untern Theil hat eine starke Torsion stattgefunden, und oft findet man ihn auch um andere Gegenstände herumgeschlungen, ganz wie dies bei Ranken und Schlingpflanzen der Fall ist, LEITGEB vermuthet deshalb, dass die Pflänzchen im jugendlichen flügellosen Zustande nach Art von Schlingpflanzen Stützen vermeidend emporstreben. Leider erschwert die Seltenheit der Pflanze die Entscheidung dieser Frage und die nähere Untersuchung der ungemein interessanten biologischen Verhältnisse derselben. Die erstentdeckte Species, *R. helicophylla*, wächst in Algier, eine zweite *R. Notarisii* in Sardinien, und eine dritte, sehr kleine — sie ist kaum 2 Millim. hoch — im Genfersee, *Riella*



Fig. 2. (B. 218.)
Riella helicophylla, Habitusbild einer Pflanze aus Exploration scientifique de l'Algérie, Pl. 34. Fig. 6.

[1]) Dieselben unterscheiden sich von der Wasserform schon durch ihren Habitus. Die letztere besitzt weder bei *R. fluitans* noch bei *R. natans* Rhizoïden: die Landform entwickelt dieselben. Während bei der Wasserform von *R. natans* die einzelnen Thalluszweige sich bald von einander isoliren, und einzeln schwimmen bildet die Landform Rosetten mit strahlenförmigem Wuchs wie die anderen, terrestischen *Riccia*-Arten. Die Wasserform von *Marchantia polymorpha* zeichnet sich aus durch ihren dünnen Thallus mit wenig entwickelter Lufthöhlenschicht.

[2]) Vergl. BORY und MONTAGNE in Ann. d. scienc. nat. III sér. t. 1, pag 223. LEITGEB, Lebermoose, Heft IV. pag. 75.

Reuteri[1]). — An der Achse selbst stehen kleine, lanzettförmige Schüppchen von verschiedener Gestalt, Grösse und Insertion, die bei *R. Reuteri* (und wahrscheinlich auch bei den anderen) Chlorophyll enthalten und so die Funktion des hier sehr hinfälligen Flügels übernehmen. — Man hat diese eigentümliche Organisation der Riellen dadurch auf die der anderen thallosen Lebermoose zurückzuführen versucht, dass man annahm, die »Rippe« oder Achse der Riellen entspreche der Mittelrippe einer der gewöhnlichen thallosen Formen, der Flügel aber einer der seitlichen Thallusausbreitungen, während die andere Seite verkümmert sei. HOFMEISTER[2]) hat diese Deutung auch entwicklungsgeschichtlich zu stützen gesucht, allein dieselbe ist unrichtig. Der Flügel ist vielmehr nur eine Wucherung der Achse, welche das Stämmchen der Pflanze darstellt. Dies geht schon daraus hervor, dass er kein dorsiventrales Gebilde ist, wie dies der Fall sein müsste, wenn er einer Längshälfte eines *Metzgeria*- oder *Pellia*-Thallus entspräche. Er zeigt vielmehr keinen Unterschied seiner beiden Seiten. Bei den übrigen thallosen Lebermoosen stehen die Geschlechtsorgane auf der Rücken-, die Anhangsgebilde, Haare, Schuppen, Rhizoïden, auf der Bauchseite. Bei *Riella* ist dies nicht der Fall: hier sprossen auf beiden Seiten die Geschlechtsorgane und Anhangsgebilde hervor. Der Vergleich von *Riella* mit einem dorsiventralen Lebermoose ist also kein zutreffender. Es steht dieselbe vielmehr unter den dorsiventralen, plagiotropen[3]) thallosen Lebermoosen ebenso als besonderer orthotroper Typus da, wie *Haplomitrium* unter den foliosen. Was die eigenthümliche Schrauben- oder Wendeltreppenform des Thallus betrifft, so steht dieselbe im Pflanzenreich übrigens nicht ohne Beispiel da. Sie findet sich auch bei einer Floridee, der *Volubilaria mediterranea (Vidalia volubilis)*; ob dieselbe orthotrop ist, vermag ich nicht anzugeben, da ich sie nur in losgerissenen Exemplaren kenne.

Der Uebergang von den thallosen zu den foliosen Jungermannieen ist ein sanft vermittelter. Zunächst ist hier *Blasia pusilla* zu erwähnen, eine auf feuchtem Waldboden etc. nicht seltene Form. Sie besitzt einen bandförmigen Thallus, der auf seiner Unterseite zwei Reihen gezähnter Schuppen trägt, die sogen. Unterblätter oder Amphigastrien. Ausserdem aber finden wir zur Längsachse des Stengels parallel eingefügte Blätter[4]), die auf den ersten Blick als Abschnitte des flachen Stengels oder Thallus erscheinen und früher auch so bezeichnet wurden. Sie werden indess am Vegetationspunkt als gesonderte Organe angelegt und unterscheiden sich in keinem wesentlichen Merkmal von den Blättern, wie sie z. B. bei *Fossombronia* sich finden. Diese Gattung besitzt einen wenig verbreiterten, aber auf der Oberseite stark abgeflachten Stengel, der auf seinen Flanken zwei Reihen schief inserirter Blätter trägt. Dieselben greifen mit ihrem vorderen Rande kaum merklich auf die Bauchseite des Stämmchens über, während ihre hinteren Ränder fast bis gegen die Mitte der Stammrückenseite an einander

---

[1]) Ich möchte vermuthen, dass diese, so leicht zu übersehende und ja auch erst vor 30 Jahren bekannte Form sich einer weiteren Verbreitung erfreut, namentlich scheinen mir die oberitalienischen See'n auf das Vorkommen derselben zu untersuchen zu sein.

[2]) Zur Morphologie der Moose, Sitzgsber. der Kön. Sächs Gesellsch. der Wissensch. April 1854.

[3]) Vergl. SACHS, Ueber plagiotrope und orthotrope Pflanzentheile, in Arb. des bot. Inst. zu Würzburg. II Bd. 2 Heft.

[4]) Unterhalb dieser Seitenblätter auf der Bauchreihe, befinden sich zwei kuglige Geb[illegible] die »Blattohren«, welche in ihrem Innern gewöhnliche Nostoccolonieen bergen, über die [illegible] bei Besprechung der symbiotischen Erscheinungen zu berichten sein wird.

rücken. Auf der Bauchseite finden sich auch hier Keulenpapillen, wie bei den echt thallosen Formen. Nicht selten kommen diese Keulenpapillen in Folge von Wachsthum und Theilung ihrer Tragzellen auf die Spitze eines blätterigen Schüppchens zu stehen, eine Thatsache, die deshalb von hervorragendem Interesse ist, weil sie an die Bildung der Amphigastrien von *Blasia* erinnert.

Das Auftreten von zwei Reihen schief gestellter Blätter bei *Fossombronia* leitet unmittelbar über zu den eigentlichen foliosen oder beblätterten Lebermoosen, die sämmtlich der Familie der Jungermannieen angehören. Ein dünner, fadenförmiger Stengel trägt scharf abgegliederte Blätter. Dieselben stehen in drei Reihen: zwei auf den Flanken und eine auf der dem Substrate zugekehrten Seite. Diese letzteren werden auch hier als Unterblätter, Amphigastrien, bezeichnet. Sie sind kleiner als die Seitenblätter und zuweilen auf haarförmige Bildung reducirt oder fehlen sie ganz wie bei *Jungermannia bicuspidata*, wo sie übrigens gelegentlich aber selten, auch auftreten. Es sind diese Blätter einfache Zellflächen, bei denen sich auch kein Mittelnerv findet, wie ihn die Blätter der Laubmoose gewöhnlich besitzen. Gewöhnlich haben die Lebermoosblätter eine zweilappige Gestalt, auch wo dieselbe im fertigen Zustand nicht mehr hervortritt ist sie doch in der Anlage nachweisbar und es ist diese schon in der Anlage vorhandene Zweitheilung eine Eigenthümlichkeit, welche die Blätter der foliosen Jungermannien von Blattformen wie sie bei *Fossombronia* und *Haplomitrium* (s. u.) auftreten, unterscheiden. Eigenthümlich ist auch die Einfügung der Blätter am Stämmchen. Diese Einfügung ist nämlich keine gerade, d. h. parallel oder rechtwinklig zur Längsachse des Stämmchens verlaufende, sondern eine schiefe, der eine Rand des Blattes steht höher als der andere, eine Eigenthümlichkeit der Blattinsertion die bei dorsiventralen Sprossen nicht selten ist (vergl. die Blätter der Floridee *Polyzonia jungermannoïdes* und die der Boragineeninfloreszenz und in diesem Falle dazu dient, die Blattfläche in eine günstige Lage zur Richtung der Lichtstrahlen zu bringen. Diese schiefe Insertion der Blätter beruht auf einer Verschiebung, ursprünglich ist die Insertion eine gerade, so dass eine das Blatt halbirende und auf der Fläche derselben senkrecht stehende Ebene die Achse des Stämmchens in sich aufnimmt.

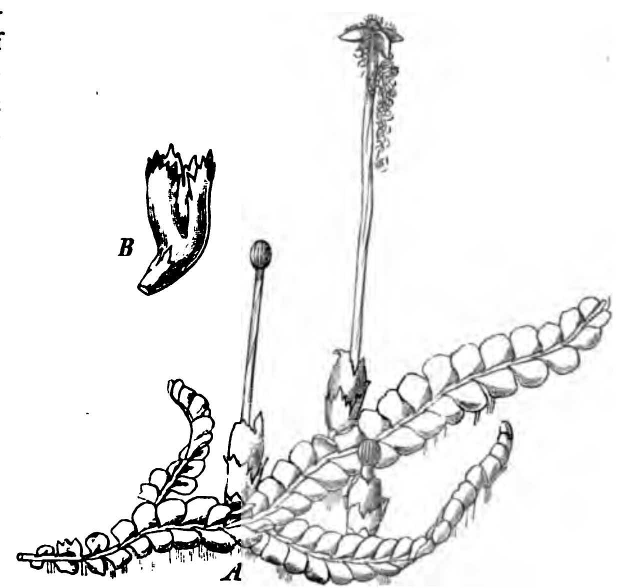


Fig. 3. (B. 219.)
Habitusbild einer beblätterten Jungermanniee, (*Chiloscyphus polyanthus*, L. (vergl. ECKART, *Synopsis Jungerm.*) A. Corda mit Sporogonien die auf ventral angelegten (s. u.) Fruchtästen entspringen. B. Perianthium, unten die Hüllblätter.

Die Blätter stehen gewöhnlich so dicht, dass sie einander mit ihren Rändern decken, und die Oberfläche des Stämmchens ganz bedecken. Die Art der Blatt-

deckung ist eine verschiedene, und diese Verschiedenheit wird mit zur systematischen Charakterisirung verwendet[1]. Oberschlächtige Blätter heissen diejenigen, bei denen der vordere, dem Stammvegetationspunkt zugekehrte Rand höher steht, als der hintere, der Vorderrand des Blattes deckt so den Hinterrand des vor ihm stehenden, während sein eigener Hinterrand vom Vorderand des hinter ihm stehenden Blattes gedeckt wird, bei den unterschlächtigen Blättern dagegen ist der Hinterrand des Blattes höher als der Vorderrand und wird so vom Hinterrand des nach vorn nächstfolgenden Blattes gedeckt (Fig. 3). Ob die eine oder andere Art der Deckung eintritt, das hängt ab von dem verschiedenen Wachsthum der Ober-(Rücken-) und Unter-(Bauch)seite des Stämmchens. Ueberwiegt das Längenwachsthum der Oberseite, so kommt oberschlächtige, im entgegengesetzten Falle unterschlächtige Deckung zu Stande.

Der innere Bau des Stämmchens ist im Wesentlichen ebenso einfach, als der des Thallus der thallosen Formen. Es lässt sich eine aus engeren, mit etwas verdickten Membranen versehene äussere Zone als Rindenschicht von dem gleichartigen inneren Zellgewebe unterscheiden, in dem letztern selbst aber tritt keine Differenzirung ein, die Membranen der Zellen derselben bleiben entweder dünnwandig oder verdicken sich, aber nicht so stark, wie die der Rindenschicht. Bei einigen Formen, bei welchen auf der Ventralseite endogene Sprosse entspringen (s. u. bei Verzweigung) unterscheiden sich die Zellen der ventralen Specieshälfte von denen der dorsalen auffallend dadurch, dass sie dünnwandig bleiben, während jene verdickt sind, so z. B. bei *Calypogeia* und *Jungermannia bicuspidata*. In den Zellen der Blätter befinden sich dunkelbraune, kuglige oder längliche Körper, die sogen. Oelkörper[2]. Sie bestehen der Hauptsache nach aus fettem Oel, das von beträchtlichen Mengen Wassers und einer geringen Quantität von Proteïnsubstanzen begleitet ist. Ein aus eiweissartigen Stoffen bestehendes Häutchen bleibt nach der Lösung des Oelkörpers zurück. Wie Pfeffer gezeigt hat, sind diese Oelkörper Produkte, die im Stoffwechsel keine weitere Verwendung finden, also als Excrete zu bezeichnen sind. Sie entstehen durch Vereinigung zahlreicher im Zellsaft auftretender Oeltröpfchen. — Während sie in den Blättern der foliosen Jungermannieen klein sind, und neben dem Chlorophyll etc. in den Zellen liegen, erreichen die Oelkörper bei den Marchantieen eine viel grössere Entwicklung, sie füllen hier bestimmte, durch ihre geringere Grösse von den benachbarten unterschiedene Zellen fast ganz aus.

Die zweite Reihe der Lebermoose, die der Marchantieen zeichnet sich, wie oben erwähnt, dadurch aus, dass sie neben einem mit dem thallosen übereinstimmenden Habitus eine höhere anatomische Differenzirung besitzen. Gehen wir zunächst aus von den höchst entwickelten Formen, wie sie sich z. B. in den Gattungen *Fegatella*, *Preissia*, *Marchantia* finden, so zeigt ein Längsschnitt durch den Thallus einer *Marchantia* Folgendes. Die Rückenseite des Thallus wird bedeckt von einer einschichtigen Epidermis, die aber mit dem darunter liegenden Gewebe nur an schmalen Stellen in Verbindung steht. Unterhalb der Epidermis finden sich nämlich eine Anzahl Kammern, die sogen. Luftkammern, die von einander durch einschichtige Wände getrennt sind. Betrachtet man einen

[1]) Das Merkmal ist aber durchaus kein durchgreifendes und seine consequente Verwendung führt, wie Erfahrung gezeigt hat, zu künstlichen Eintheilungen. So wurde z. B. *Calypogeia* von seinen Verwandten, den »*Jungermanniae geocalyceae*« (s. u.) getrennt, weil es oberschlächtig ist, die letzteren unterschlächtig.

[2]) Vergl. Pfeffer, die Oelkörper der Lebermoose, Flora 1874, S. 2, Taf. 1.

Marchantieenthallus von oben, so zeigt er eine Areolirung in rautenförmige Faden, die etwas helleren Umgrenzungen derselben sind die Stellen, an denen die Epidermis durch die Wände der Luftkammern aus dem darunter liegenden Gewebe in Verbindung stehen. Die Luftkammern sind aber nicht leer, sondern eingenommen von dem assimilirenden, dicht mit Chlorophyll erfüllten Gewebe. Dieses hat hier die Form gegliederter, verzweigter Fäden, die in ihrem Aeussern manchen Fadenalgen nicht unähnlich (Fig. 4 V) aus dem Boden der Luftkammern in diese hineinsprossen. Die Epidermis ist über jeder Luftkammer unterbrochen durch eine Oeffnung, die sogen. Athemöffnung. Dieselbe weicht in ihrem Bau und ihrer Entstehung indess wesentlich ab von den Spaltöffnungen höherer Gewächse. Sie besteht nicht wie diese aus zwei Schliesszellen, sondern sie stellt in ihren höchst entwickelten Formen einen tonnenförmigen Canal vor, der zusammengesetzt ist aus mehreren übereinander stehenden Ringen von Zellen; die untersten derselben sind grösser als die andern, nach dem, was ich bei *Preissia*, wo der unterste Ring aus vier Zellen besteht gesehen habe, glaube ich annehmen zu dürfen, dass denselben die Fähigkeit zukommt, die Athemhöhle unten zu verschliessen, dass dieselben also wirklich als Schliesszellen functioniren, und es bedarf dieser Punkt einer näheren Untersuchung. Nicht alle Spaltöffnungen der Marchantieen haben indess diesen Bau, wie er sich auf dem Thallus von *Marchantia* und *Preissia* und auf den Fruchtköpfen der sämmtlichen andern Arten findet. Auf dem Thallus derselben ist der Bau der Athemöffnung ein einfacherer, die Oeffnung ist hier begrenzt von mehreren concentrischen Kreisen von Zellen, die sämmtlich in der Ebene der einschichtigen, warzenartig aufgetriebenen Epidermis liegen. Unter der Luftkammerschicht liegt ein Gewebe, dessen Zellen, die ohne Zwischenräume an einander schliessen, zur Stoffleitung und Aufbewahrung dienen. Sie sind meist in der Längsachse des Thallus gestreckt und mit weiten Tüpfeln versehen. Bei *Preissia commutata*[1]) finden sich in diesem Gewebe faserähnlich langgestreckte Zellen, mit tiefbraungefärbten Wänden, die sich mit ihren zugespitzten Enden an einander legen, und so theils einzeln, theils zu mehreren vereinigt, Züge plasmaleerer sklerotischer Prosenchymzellen vorstellen. Ueber die Function derselben lässt sich wol kaum etwas anderes aussagen, als dass sie zur Festigung des Thallus dienen. — Ein weiteres Element des Leitungsgewebes sind die Schleimorgane. Am auffallendsten sind sie bei *Fegatella conica*, wo sie früher für Luftgänge gehalten wurden. Sie bilden hier förmlich Schleimgänge, die aus in der Längslinie des Thallus verlaufenden Zellreihen entstehen. Schon sehr nahe dem Vegetationspunkt unterscheiden sich einzelne Zellreihen durch ihren körnigen Inhalt, den Mangel an Stärke in demselben, sowie durch ihre Kleinheit von dem umgebenden Gewebe. Geht man weiter rückwärts in dieser Zellreihe, so findet man der Zellmembran der Zellen eine stark lichtbrechende, bei Alkoholmaterial bräunliche, Schicht aufgelagert, die bei Wasserzusatz sehr stark aufquillt. In noch altereren Zellen nimmt die quellungsfähige Schleimmasse fast die ganze Zelle ein, während vom Protoplasmainhalt nur noch Spuren übrig sind, man darf wol annehmen, dass der Hauptheil desselben zur Bildung der quellungsfähigen Membranschichten verwendet wurde. Schliesslich liegt der Schleim, nachdem die Wände des Schleimganges sämmtlich gequollen sind, in Form eines Stranges zwischen den ihn umgebenden Zellen. Einzelne, nicht zu Gängen vereinigte Schleimzellen

[1]) Vergl. GOEBEL, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantieen in Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. II. Heft 3.

kommen auch bei den anderen Marchantieen vor, so z. B. im Thallus von *Preissia*, in den »Inflorescenzen« von *Marchantia* etc. Ueber die Bedeutung der Schleimorgane lässt sich hier sowenig wie bei den höheren Gewächsen etwas Sicheres aussagen[1]). — Auf der dem Substrate zugewendeten Seite, der Bauchseite, des Thallus ist derselbe bei den höheren Formen bedeckt von einer zwei bis drei Zellenlagen dicken Rinde von kleineren Zellen. Sie sind hervorgegangen aus Theilung der ursprünglich untersten Zellschicht. Von diesen Theilungen bleiben aber bestimmte Zellen dieser Schicht ausgeschlossen; sie treten dann durch ihre Grösse hervor, aus ihnen entspringen einzellige Schläuche, deren die Marchantieen zweierlei besitzen, sogen. Zäpfchenrhizoïden, d. h. solche, deren Innenwand mit zapfenförmig vorspringenden Verdickungen besetzt ist, und glatte Rhizoiden ohne Verdickung, wie sie allen übrigen Lebermoosen auch zukommen. Die glatten Rhizoïden stehen vorzugsweise an der Mittelrippe, die Zäpfchenrhizoïden an den Seitentheilen des Thallus, ohne dass jedoch diese Stellungsverschiedenheit eine durchgreifende wäre. Wahrscheinlich dienen die beiden Rhizoïdenarten verschiedenen Functionen, worin aber die Verschiedenheit besteht, ist nicht bekannt. — Wie schon erwähnt, besitzt der Thallus auf seiner Ventralseite ferner Schuppen, die meist in zwei Reihen gestellt sind (*Marchantia, Preissia* etc.), sie gehen aus einzelligen Papillen hervor, die sich dicht hinter dem Scheitel bilden. Bei den, die unterste Stufe der Marchantiaceenreihe einnehmenden Riccien, findet sich nur eine Reihe solcher »Ventralschuppen«. In Folge des Breitenwachsthums des Thallus zerreissen dieselben später mit Ausnahme derer von *R. fluitans*. Sie werden bei manchen Arten frühe zerstört, bei *Riccia crystallina* aber finden sie sich überhaupt, auch der Anlage nach nicht.

Der complicirte Bau, wie er den höheren Marchantiaceen eigen ist, findet sich in den niederer stehenden Gliedern dieser Gruppe noch nicht. Wie LEITGEB gezeigt hat, gehören die früher als eigene Familie betrachteten Riccien mit den Marchantieen zu einer Gruppe, der der Marchantiaceen zusammen. Diese Riccien haben nun grösstentheils einen einfacheren Thallusbau als der ist, welcher oben geschildert wurde. Die Rückenseite des Thallus wird auch hier gebildet durch eine mehr oder weniger mächtige Schicht chlorophyllhaltiger Zellen, die zwischen sich weitere oder engere, mit Luft erfüllte Räume zeigen. Diese Schicht bezeichnen wir mit dem schon von GOTTSCHE gebrauchten Namen der Lufthöhlenschicht. Bei den meisten Arten der Gattung *Riccia* verlaufen diese Lufthöhlen- oder Kammern als enge Canäle senkrecht auf die Fläche des Laubes, bei anderen werden sie zu weiten Räumen (*R. crystallina, fluitans*). Im ersteren Falle setzen sie sich durch die Oberhaut des Thallus fort und werden nur durch deren blasig aufgetriebene Zellen stellenweise verschlossen. Im zweiten Falle wird in dem Maasse, wie es die successive Erweiterung des Luftraumes verlangt, durch Flächenwachsthum der Oberhaut eine Decke gebildet (*R. fluitans*) oder, wo dies unterbleibt, münden die Lufträume in ihrer ganzen Weite nach aussen (*R. crystallina*). Wie *R. fluitans* verhalten sich auch *R. natans, Oxymitra, Corsinia* und die Marchantieen, bei welchen die Decke der Luftkammern auf ganz

[1]) Bei den Farnen finden sich Schleimzellen in viel grösserer Verbreitung, als dies nach den Literaturangaben, die sie meines Wissens nur von den Marattiaceen (Gerbstoffschläuche) erwähnen, der Fall sein würde. Ich fand sie gelegentlich anderer Untersuchungen z. B. bei *Cyathea insignis* und *Hemitelia Karsteniana*, wo sie aus in der Längsrichtung des Blattstieles übereinander ganz mit Schleim erfüllten Zellen bestehen. Eine genauere Untersuchung, über Verbreitung und Entwicklung dieser Organe bei den Farnen dürfte demnach erwünscht sein.

ähnliche Weise gebildet wird, nur mit dem Unterschied, dass sich in dieser Decke eine besonders organisirte Oeffnung, die Athemöffnung befindet. Eine solche Oeffnung ist auch bei *R. fluitans* vorhanden, aber häufig nicht zu erkennen. — Im einfachsten Falle erscheinen also die Luftkammern als in die Rückenfläche des Thallus eingesenkte Gruben, auf dem Boden derselben findet sich nicht jenes eigenthümliche confervenartig gegliederte Assimilationsgewebe wie bei *Marchantia*, sondern das Chlorophyll findet sich nur in den Seiten- und Bodenwänden dieser Gruben. — Eigenthümlich ist die Entstehung dieser Luftkammern. Sie bilden sich nicht im Gewebe durch Auseinanderweichen von Zellen, auch nicht durch eine von aussen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern sie stellen ursprünglich Einsenkungen in der Oberfläche dar, die dadurch entstehen, dass bestimmte Punkte der Oberfläche, die immer da liegen, wo vier Zellen zusammenstossen in ihrem Wachsthum zurückbleiben, und so von den benachbarten Partieen überwachsen werden. Es bilden sich so grubenförmige Vertiefungen, die später in Folge des an der Oberfläche sich vollziehenden Breitenwachsthumes überdeckt werden. Diese Ueberdeckung ist indess keine vollständige, es bleibt noch eine Oeffnung erhalten, die sogen. Athemöffnung. Die Zellen, welche die enge Mündung der Luftkammern nach aussen begrenzen, theilen sich bei Bildung der canalförmigen

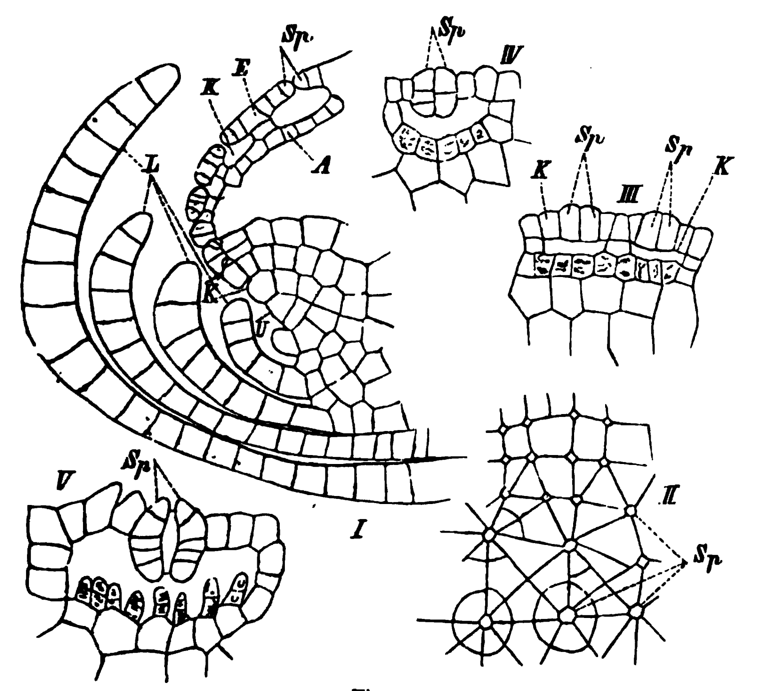


Fig. 4. (B. 220.)
I. Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt von *Fegatella conica*, L Lamellen der Unterseite, K Luftkammern, Sp Spaltöffnungen, V Scheitel, II junges Thallusstück von oben gesehen. III—V *Marchantia polymorpha*, Anlage der Luftkammern und Spaltöffnungen an einem jungen »Hute« (s. u.) II nach LEITGEB, I, III, IV, V nach der Natur.

Athemöffnungen parallel der Oberfläche, und bilden so den Athemapparat. In Fig. 4 I beginnt die Bildung des Athemapparates schon dicht hinter dem Scheitel, es entstehen kleine Grübchen, die ursprünglich nur durch eine Zelle von einander getrennt sind. Aus den inneren Theilen dieser Zellen gehen die

Kammerwände hervor, aus den äusseren bildet sich die ganze Decke der Luftkammern, die als Oberhaut des Thallus erscheint. Als chlorophyllführendes Gewebe functioniren bei den meisten Riccien und einigen Marchantien nur die Seiten- und Grundwände der Luftkammern, so bei *R. fluitans*, *Oxymitra*, *Corsinia*, ferner den Marchantieen *Sauteria*, *Clevea*, *Peltolepis*, *Cyathodium*. Bei der Mehrzahl der Marchantieen aber sind wie erwähnt, die Luftkammern erfüllt von gegliederten Zellreihen, welche das eigentliche Assimilationsgewebe bilden. Sie entspringen aus den Zellen, welche den Boden der Luftkammern auskleiden, zuweilen auch von den Seitenwänden oder der Decke derselben, sie verlaufen theils verästelt, theils unverästelt gegen die Decke der Luftkammer hin. Hierher gehören *Boschia*, *Marchantia*, *Preissia*, *Lunularia*, *Fegatella*, *Targionia*. Bei *Reboulia*, *Grimmaldia*, *Fimbriaria*, *Duvalia* und einigen *Plagiochasma*-Arten ist das ganze unter der Oberhaut liegende Gewebe scheinbar ein völlig regelloses von kleineren und grösseren unter sich communicirenden Lufthöhlen durchsetztes Kammerwerk. Dies rührt daher, dass aus den Wänden und Decken der Luftkammern Zellplatten in die Kammern hineinwachsen, und dieselben so durch unvollkommene Scheidewände fächern.

Es findet also innerhalb der Marchantiaceenreihe eine bedeutende Steigerung in der anatomischen Gliederung statt. Gemeinsam ist allen Formen die Bildung einer Luftkammerschicht auf der Rückenseite des Thallus, während aber die einfachsten Formen z. B. *R. crystallina* die Luftkammern nur in Form von nach aussen geöffneten Gruben haben, sehen wir dieselben zuerst überdacht werden, dann in der Decke eine besondere Athemöffnung sich differenziren und endlich Sprossungen aus dem Grunde der Luftkammern hervortreten (*Marchantia*, *Preissia* etc.). Durch jene einfachen Formen schliesst sich die vegetative Gliederung der Marchantieen auch an die der thallosen Jungermannien an. Auch bei diesen kommt eine ähnliche Grubenbildung vor, wie die welche zur Bildung der Luftkammern der Marchantieen führt, allein diese Bildung tritt nur beim Auftreten der Geschlechtsorgane auf, welche, wie später geschildert werden soll, bei den meisten thallosen Jungermannien in den Thallus eingesenkt werden. Andererseits giebt es scheinbar auch Marchantieen, welchen die Luftkammerschicht fehlt. Die Rückenseite des Thallus der Gattung *Dumortiera* nämlich zeigt keine Spur von Athemöffnungen, ist dagegen durch vorpringende Leisten areolirt. Wie Leitgeb nachgewiesen hat, beruht diese eigenthümliche Erscheinung darauf, dass die am Scheitel ganz wie bei den übrigen Marchantieen angelegte Luftkammerschicht sehr früh zerstört wird, und ein gleiches Schicksal betrifft die Ventralschuppen. Jene Leisten, welche die Areolirung der Dorsalseite veranlassen, sind die stehengebliebenen Wände der Luftkammern. Es wäre erwünscht über diesen eigenthümlichen Rückbildungsprozess durch Untersuchung am lebenden Material Näheres zu erfahren, das eben erwähnte Verhältniss wurde an Herbarmaterial constatirt. — Obwol also die Gattung *Dumortiera* nur scheinbar den einfacheren Bau der thallosen Jungermannien wiederholt, bestätigt sich bei der Vergleichung der Marchantieenreihe mit der Jungermannienreihe (incl. der Anthoceroteen) doch die allgemeine Regel, dass die niederen Formen divergirender Reihen die mindest grossen Differenzen von einander zeigen.

Bau des Vegetationspunktes, Blattbildung und Verzweigung. — Der Vegetationspunkt liegt bei den meisten thallosen Formen in einer Einbuchtung am Vorderende, ähnlich wie dies z. B. bei den Farnprothallien der Fall ist. Die Ränder der Einbuchtung gehören älteren Gewebetheilen an, welche

rascher gewachsen sind, als die in der Mittelgegend des Sprosses liegenden Partieen. Auf die Zellenanordnung im Scheitel braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, da sie keine für diese Pflanzengruppe charakteristische Eigenthümlichkeit besitzt. Erwähnt sei nur, dass eine Anzahl von thallosen Jungermannien, wie z. B. *Metzgeria, Aneura* (Fig. 5. v) eine sogen. »zweischneidige« (keilförmige) Scheitelzelle besitzt, deren Segmente abwechselnd rechts und links abgegeben werden und in der Thallusebene liegen, während bei anderen z. B. *Blasia, Pellia,* den Marchantieen, die Scheitelregion eingenommen wird von einer Anzahl in ihren Theilungen sich gleich verhaltenden Zellen. LEITGEB findet auch in diesen Fällen eine Scheitelzelle mit etwas complicirterem Theilungsmodus. Es bildet nämlich diese Scheitelzelle Segmente sowohl nach oben und unten (rücken- und bauchsichtige) als seitliche, welche letztere sich in ihren ersten Theilungen der Scheitelzelle gleich verhalten. Eine Nöthigung zu einer solchen Annahme liegt indess nicht vor, ich verweise deshalb bezüglich der Begründung derselben auf LEITGEB's Untersuchungen. (Man vergl. auch SACHS, Ueber Wachsthum und Zellenanordnung, Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. Bd. II. Heft 2).

Die normale, d. h. häufigste Verzweigungsform der thallosen Lebermoose ist die dichotomische, der alte Vegetationspunkt theilt sich in zwei neue, die in ihrer Entwicklung entweder sich annähernd gleich verhalten, wie z. B. bei *Metzgeria furcata,* oder es wird der eine Spross von dem andern zur Seite gedrängt, wie dies z. B. in derselben Gattung bei *Metzgeria pubescens* der Fall ist. Hier wächst der Thallus als »Monopodium« fort, da seine Seitensprosse sich weniger entwickeln als der Hauptspross. Auch hei den höheren Pflanzen lässt sich zwischen »sympodialer« und monopodialer Verzweigung keine feste Grenze ziehen, es sind dies eben Begriffe, die für eine Anzahl von Fällen ausreichen, für andere nicht. — Die Verzweigung erfolgt am Scheitel der thallosen Formen überall in derselben Weise. Der Scheitel verbreitert sich zunächst, und es bildet sich bei den Formen, welche die oben erwähnte »zweischneidige Scheitelzelle«

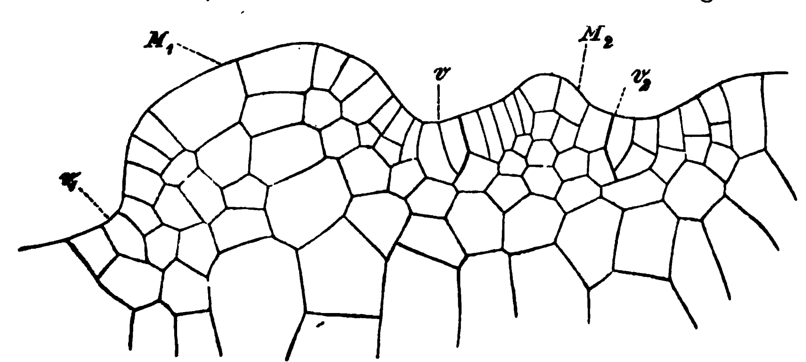


Fig. 5. (B. 221.)

Scheitel eines in Theilung resp. Verzweigung begriffenen Thallus von *Aneura multifida* (Einstellung auf die Mittelebene) vv_1v_2 Scheitelzellen der betreffenden Sprosse, M_1 und M_2 Mittellappen.

besitzen, eine neue Scheitelzelle in der Nähe der alten. Nun sprosst in der Mitte des verbreiterten Scheitels eine Gewebepartie hervor, der sogen. Mittellappen, der nun die beiden neuen Scheitel von einander trennt. In Fig. 5, sind drei Vegetationspunkte zu sehen, da der Thallus kurz hintereinander zwei Seitensprosse gebildet hat. Der Vegetationspunkt des Hauptsprosses V ist von

v_1 getrennt durch den, schon zu ziemlicher Grösse herangewachsenen Mittellappen M_1 zwischen v_1 und v_2 beginnt sich der Mittellappen eben zu bilden. Dieser Mittellappen vereinigt in sich[1]) die Anfänge der einander zugekehrten Seitenbänder der beiden Tochtersprosse, die sich bei weiterem Wachsthum von einander trennen. Wenn die Gabelsprosse (bei *Metzgeria* z. B.) länger werden, erscheint der untere Theil des Mittellappens als einspringender Rand der Gabelungsstelle, da die Gabelsprosse hier ihrer Entstehung nach zusammenhängen (vergl. Fig. 1). Bei der ebenfalls gabelig verzweigten *Blasia pusilla* erscheint an Stelle des bei *Metzgeria, Aneura, Pellia* etc. auftretenden Mittellappens ein Seitenblatt, das Anfangs genau in der Sprossachse liegt. Zu beiden Seiten desselben erscheinen dann die Seitensprosse mit ihren Blattgebilden. (Es erinnert dies Verhalten an das, welches ich für die Verzweigung der dorsiventralen Infloerescenz von *Dorstenia* beschrieben habe; auch dort tritt jedesmal in der Mitte zwischen der Dichotomie ein Blatt auf (pag. 385, Arb. des Bot. Inst. in Würzburg, II. Bd.) — Indem die hinteren, älteren Partien des Thallus fortwährend nach und nach absterben, vereinzeln sich die Zweige desselben und werden zu selbständigen Pflanzen. — Ausser dieser in der Ebene des Thallus vor sich gehenden Verzweigung finden sich auch noch anders orientirte Zweiganlagen. Bei der zu den Jungermannien gehörigen Gattung *Symphyogyna* entspringen Sprosse auch an der Bauchseite des Thallus und seitlich an der Mittelrippe. Diese Sprosse werden schon im Vegetationspunkte des Hauptsprosses angelegt, können aber längere Zeit im Ruhezustand verharren, um von der Spitze entfernt sich weiter zu entwickeln, eine Erscheinung, die ja an den sogen. »schlafenden Augen« unserer Holzgewächse in weiter Verbreitung wiederkehrt. Aehnliches findet sich bei *Umbraculum*, welche ihre fächerförmigen Sprosse ganz wie *Metzgeria* bildet. Neben diesen Sprossen finden sich aber solche, die auf der Bauchseite des Thallus an der Mittelrippe stehen, sie werden ebenfalls am Scheitel angelegt, nur später als die »normalen« Sprosse.

Während aber bei den erwähnten Jungermannien die Sprossbildung auf der Bauchseite des Thallus sehr zurücktritt gegen die normale, seitliche, ist dies bei den Marchantieen nicht der Fall. Zwar haben *Marchantia, Lunularia, Fegatella* und *Dumortiera* eine ungemein reiche Bildung von Gabelzweigen, bei fast gänzlichem Zurücktreten der ventralen Sprossbildung. Bei *Targionia* und vielen Fimbriarien ist dieselbe aber überwiegend, bei *Plagiochasma* und *Clevea* sind beide Arten ziemlich gleich häufig. — Eine interessante Mittelstellung nimmt *Preissia* ein. Der sterile Thallus ist ziemlich reichlich gabelig verzweigt, der fertile, d. h. eine Inflorescenz (s. u.) bildende, erscheint einfacher. Schon die beiden erst gebildeten Gabelzweige werden hier nämlich zur Bildung von Inflorescenzen verwendet, während bei *Marchantia* der eine Gabelzweig zur Inflorescenz sich gestaltet, der andere als steriler Thalluszweig weiter wächst. Bei *Preissia* schliesst nun aber der Thallus nicht mit den beiden Inflorescenzen ab. Der bei *Marchantia* steril bleibende Thalluszweig wird hier vielmehr ersetzt durch Bildung eines, unmittelbar unter dem Scheitel angelegten Ventralsprosses, der in der Richtung des Muttersprosses weiter wächst. Da der Ventralspross sich mit schmaler, stielartiger Basis an den Mutterspross ansetzt, so kommt der

[1]) Von einer Verwachsung ist hier natürlich keine Rede, auch nicht von einer »congenitalen« auf die man in ähnlichen Fällen bei Phanerogamen vielfach zurückgreift, obwohl damit weiter nichts gesagt ist, als dass Theile die im Verlaufe der spätern Entwicklung, oder bei andern Pflanzen getrennt erscheinen, im Jugendzustand nicht von einander getrennt sind.

Habitus des *Preissia*-Thallus zu Stande, den man als einen »gliederartig sprossenden« bezeichnet. — Bei nahe verwandten Formen geht also die Verzweigung auf verschiedene Weise vor sich, während man die Verzweigung eines Inflorescenzen tragenden Marchantienthallus (wenn man den Thallus als Ganzes betrachtet) als eine monopodiale zu bezeichnen hat, ist die von *Preissia* eine sympodiale. Es mag dieser Fall darum hervorgehoben sein, weil er auf's Neue zeigt, wie wenig in der Natur gegründet das bei der Betrachtung der Phanerogamenverzweigung vielfach hervortretende Bestreben ist, die Gliederung des Vegetationskörpers zu schematisiren. Wir sehen vielmehr bei vorurtheilsfreier Betrachtung derselben eine relativ grosse Freiheit in dem Auftreten von Sprossungen, und es liegt kein Grund vor, wenn wir ein von der gewöhnlichen Weise abweichendes Auftreten derselben beobachten, es durch Annahme von Verkümmerungen und Verschiebungen auf das gewöhnliche Schema zurückzuführen. Dies gilt namentlich für die extraaxillären Sprosse. — Bei *Targionia* und *Sauteria* treten die Antheridienstände ausschliesslich als Ventralsprosse auf. — Bildung von Adventivsprossen, die aus älteren Theilen des Thallus entspringen, findet bei den in Rede stehenden Lebermoosen häufig statt. — Sie gehen sehr häufig aus Randzellen hervor bei *Metzgeria*, seltener aus der Mittelrippe[1]). Gewöhnlich entstehen sie auch hier aus Oberflächenzellen, es finden sich aber auch endogen angelegte Sprossungen, dieselben lassen sich ausnahmslos auf eine, unmittelbar unter der oberflächlichen Zellschicht gelegene Innenzelle zurückführen, der aus derselben entwickelte Spross durchbricht dann seine Hülle. — Exogen angelegte Adventivsprosse finden sich auch bei anderen thallosen Jungermannien; bei *Sphaerocarpus terrestris* z. B. können sie sowohl aus der einschichtigen Laubfläche, als aus der Mittelrippe hervorgehen. — Auch an der Mittelrippe des Marchantieenthallus finden sich Adventivsprosse sogar an den Inflorescenzstielen von *Marchantia* treten sie, wie KLEIN neuerdings beobachtet hat, in der Wurzelrinne regelmässig auf (Bot. Centralblatt 1881). Bei *Anthoceros* können sie sowohl der Fläche als dem Rande des Thallus entspringen. —

Bei den beblätterten, foliosen, Lebermoosen ist der Aufbau des Scheitels ein viel gleichförmigerer als bei den thallosen. Es findet sich hier nämlich durchgehends eine »dreiseitig pyramidale« Scheitelzelle (wie bei den Farnen), welche drei Reihen von Segmenten bildet. Und zwar ist bei den dorsiventralen Formen, d. h. sämmtlichen beblätterten Lebermoosen mit Ausnahme von *Haplomitrium*, die Scheitelzelle so orientirt, dass eine ihrer Flächen dem Substrate zugekehrt ist, die Projection der Scheitelzelle auf eine rechtwinkelig zum Substrate stehende Ebene stellt also ein Dreieck dar, dessen Grundlinie dem Substrate parallel ist. Bei denjenigen Formen, welche entwickelte Unterblätter (Amphigastrien) besitzen, stellt die erwähnte Projection der Scheitelzelle ein gleichseitiges Dreieck (Fig. 6 zeigt die Scheitelzelle in der Spitzen-(Front-)Ansicht, mit den jüngsten Segmenten) dar; bei denjenigen, welche reducirte oder gar keine Amphigastrien besitzen, ist die Grundlinie des Dreiecks kleiner als dessen Seiten, die Projection stellt ein gleichschenkliges Dreieck dar. Die Eigenthümlichkeit der ganzen Pflanze finden

[1]) Vergl. LEITGEB, Zur Morphologie der *Metzgeria furcata*. Mittheil. des naturw. Ver. für Steiermark; Jahrg. 1872. Die endogene Anlage der Seitensprosse scheint mir hier wie bei den foliosen Jungermannien nach den neuerdings über die Verzweigung der Equiseten (vergl. I. Bd., pag. 291) gewonnenen Erfahrungen noch erneuter Prüfung bedürftig. Einzelne Figuren LEITGEB's scheinen mir nämlich die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass auch hier eine frühzeitige Umwallung der Sprossmutterzelle vom benachbarten Gewebe aus stattfinde.

wir also schon im Scheitel ausgeprägt. Es ergiebt sich aus dem Gesagten, dass die von der Scheitelzelle (wenn wir uns dieselbe als persistirend denken) gebildeten Segmente drei Reihen bilden, eine »bauchsichtige« und zwei rückenständige. Betrachten wir zunächst die beiden seitenständigen Segmente, so ist zu erwähnen, dass dieselben zunächst in drei Zellen zerfallen, eine innere und zwei äussere. Die erstere dient mit zum Aufbau des Stämmchens, aus den beiden letzteren geht das Blatt hervor. Aus jeder der beiden Zellen der Blattanlagen entwickelt sich ein Blattlappen, und so kommt es, dass das Jungermannienblatt (abgesehen von *Fossombronia, Haplomitrium* etc.) in seiner Anlage immer zweitheilig ist; im fertigen Zustand ist dies indess bei einer Anzahl von rundblättrigen Formen nicht mehr wahrnehmbar. Bei den auch im fertigen Zustand zweilappigen Blattern entwickeln sich die Lappen häufig ungleich, bei *Mastigobryum* und *Lepidozia* z. B. entwickelt sich der bauchsichtige Lappen besonders stark und zerfällt in zwei secundäre Lappen, so dass das erwachsene Blatt aus drei gleich stark entwickelten Theilen besteht. Die Blattanlage zeigt anfangs ein Spitzenwachsthum, nach dem baldigen Erlöschen derselben ein basales, ganz wie dies bei den Blättern der Phanerogamen der Fall ist (S. den Abschnitt des Handbuchs über vergl. Entwicklungsgeschichte

Aus den ventralen Segmenten gehen die Amphigastrien hervor, allein auch wo dieselben fehlen, producirt jedes ventrale Segment bald nach seiner Anlegung Anhangsgebilde. So erzeugt z. B. bei *Jungermannia bicuspidata* jedes Segment bald nach seiner Anlegung ein einzelliges, keulenförmiges Haar, eine sogenannte Keulenpapille. Diese findet sich auch bei *Jung. hyalina*, später aber verwandelt sich die Tragzelle der Papille in ein blattartiges Schüppchen, und ähnliches findet bei *J. crenulata* und *Alicularia scalaris* statt. Es lassen sich diese Schüppchen indess noch nicht zu den eigentlichen Amphigastrien rechnen. Auch die einheimische *Plagiochila asplenioïdes* zählt zu den Jungermanniceen, die keine Amphigastrien besitzen, an Stelle derselben findet sich eine Gruppe wenigzelliger Haare. Ausländische Arten derselben Gattung dagegen besitzen deutliche, wenn auch oft sehr kleine Amphigastrien. — Nur bei wenigen Formen wie *Radula* und *Lejeunia calcarea* produciren die ventralen Segmente überhaupt keine Anhangsgebilde, also auch keine Keulenpapillen. Diese letzteren finden sich dagegen an den Seitenblättern, ihre Function dürfte auch hier die sein, durch Schleimabsonderung den Scheitel zu schützen. — Dagegen findet sich ein ganz allmählicher Uebergang von den oben betrachteten Jungermanniceen mit rudimentären Amphigastrien, zu denen mit deutlich ausgebildeten. Bei *Jung. Tr*[illegible] z. B. finden wir auch zuerst eine Keulenpapille aus dem ventralen Segmente hervorgehen, durch Quertheilungen am Grunde derselben und spätere Langstheilungen entsteht aber ein schmaler, bandförmiger Lappen, auf dem die Keulenpapille emporgehoben wird — also ein ganz ähnlicher Vorgang, wie er oben als gelegentlich bei *Fossombronia* vorkommend erwähnt wurde; die Papille kommt bei weiterem Wachsthum des Amphigastriums auf die Seite derselben zu stehen. Es sind diese Vorgänge wichtig für die Frage nach der Herausbildung der foliosen Formen aus den frondosen, die unten erörtert werden soll, bei Besprechung der Keimungserscheinungen. — Bei *Calypogeia, Lophocolea* etc. treten die Amphigastrien anfangs in Form zweier Keulenpapillen auf, die dann später auf der Spitze der beiden Hauptlappen des Amphigastriums stehen.

Die Verzweigung der foliosen Formen ist eine sehr mannigfaltige. Gar allgemein aber gilt hier, wie auch bei den Laubmoosen, dass die Verzweigung nie eine axilläre ist, d. h. die Zweige nicht in der Achsel der Blätter stehen, wie die

bei den Blüthenpflanzen das zwar verbreitetste, aber durchaus nicht allgemeine Vorkommen ist.[1]) Da man auch bei den Farnen von axillärer Verzweigung im Grunde nicht sprechen kann, so sehen wir, dass dieselbe auf einen (der Zahl der Gattungen nach allerdings weit überwiegenden) Bruchtheil des Pflanzenreiches beschränkt ist, was freilich manche »vergleichende Morphologen«, die aber die »Kryptogamen« meist nicht vergleichen, nicht hindert, die axilläre Verzweigung für ein Naturgesetz zu halten. Was nun zunächst diejenigen Formen betrifft, die in der Mitte zwischen thallosen und frondosen stehen, so wurde für Blasia oben schon angegeben, dass sie in ihrer Verzweigung mit den thallosen Formen, denen sie ja auch sonst zunächst steht, übereinstimmt.

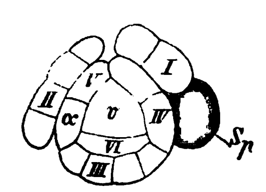
Viel mehr den foliosen Formen gleicht, wie oben erwähnt, *Fossombronia pusilla*, mit ihren in zwei seitlichen Längsreihen stehenden, schief zur Achse des Stämmchens inserirten Blättern. Diese Blätter unterscheiden sich indess von denen der foliosen Jungermannien (mit Ausnahme des unten zu besprechenden *Haplomitrium)* dadurch, dass sie nicht wie jene die (wenigstens in der Anlage) bei allen foliosen Jungermannien scharf ausgesprochene Zweitheilung des Blattes zeigen. In der Verzweigung stimmt *Fossombronia* völlig mit thallosen Formen wie *Aneura* und *Metzgeria* überein, und zwar tritt der Zweig da auf, wo sonst ein Blatt gebildet wird. Aehnliche Vorkommnisse finden sich auch bei höheren Pflanzen, so stehen z. B. die Brutknospen von *Lycopodium Selago* an der Stelle von Blättern (nach den Angaben HEGELMAIER's). Bei den eigentlich foliosen dorsiventralen Jungermannien können wir bezüglich der Stellung der Zweige zweierlei unterscheiden: solche, die auf den Flanken, und solche, die auf der Bauchseite des Stämmchens entspringen.

Die Zweige auf den Flanken entspringen in den meisten Fällen auf der rechten und linken Seite des Stämmchens in gleicher Zahl, und es bilden sich so Zweigsysteme, die Aehnlichkeit haben mit einem »gefiederten« Blatte. In selteneren Fällen, wie z. B. bei *Mastigobryum* sind die Seitensprosse eines Sprosssystems alle nach ein und derselben Seite hin gerichtet;[2]) holen die Seitensprosse in ihrem Wachsthum den Hauptspross ein, so erhalten wir am fertigen Sprosssystem den Charakter einer gabeligen Auszweigung, ähnlich wie bei den thallosen Formen. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, kommt die Gabelverzweigung hier auf andere Weise zu Stande, als bei den thallosen Formen. Eigenthümlich ist die Anlage der Seitensprosse. Sie erfolgt auf zweierlei Weise, nämlich entweder »aus der bauchständigen Hälfte« eines seitenständigen Segmentes (Fig. 6), oder aus dem »basiskopen Basilartheil« desselben. Beide Fälle sind nur graduell verschieden, am häufigsten findet sich der erstere, der auch zunächst betrachtet werden mag. — Die Bildung eines Seitenzweiges geschieht auf Kosten eines Blattes, indess nicht in dem Maasse, wie bei *Fossombronia*. Während das Blatt nämlich sonst das ganze seitenständige Segment zu seiner Bildung beansprucht (vergl. z. B. Segment II in Fig. 6) — zuweilen werden einige Zellen zur Bildung der freien Stammoberfläche verwandt, — wird zur Anlage des Zweiges die untere, dem Substrate zugekehrte Hälfte des Segmentes benützt (in Fig. 6 Segment V ist

[1]) Vergl. Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, in Arb. des Bot. Inst. zu Würzb., Bd. II. Heft 3.

[2]) Dieselbe Erscheinung findet sich bei vielen *Thuja*- und *Cupressus*-Arten, z. B. *Cupressus macrocarpa*, wo an den kleinen Seitenästchen häufig nur auf der nach der Spitze des Mutterzweiges zu gelegenen Seite Auszweigungen vorhanden sind, bei anderen Zweigen vorzugsweise diese und auch eine oder die andere auf der gegenüberliegenden Seite.

die Hälfte mit a bezeichnet) und das Blatt geht nur aus der obern Hälfte hervor; der Seitenzweig steht also an Stelle eines Blattlappens. Untersucht man z. B. bei *Frullania dilatata* ein fertiges Blatt, an dessen Grunde ein Spross entspringt, so zeigt sich, dass diesem Blatt ein Blattohr fehlt, und an Stelle desselben ein Spross seinen Ursprung nimmt. — Von dieser Art der Verzweigung nur graduell verschieden ist diejenige, welche LEITGEB als die »Verzweigung aus dem basiskopen Basilartheile« bezeichnet. Hier wird nämlich die ventrale Hälfte eines seitenständigen Segmentes nicht in ihrer ganzen Höhe zur Astanlage benützt, wie im ersten Falle, sondern ein Theil desselben bildet normal den Blattunterlappen und nur im unteren (basiskopen) Theil des Segments findet die Bildung der Astanlage statt, die hier selbstverständlich aus einer Zelle hervorgeht, welche sich zur Scheitelzelle des Seitenastes gestaltet. So ist es z. B. bei *Radula complanata*, und es ergiebt sich aus der mitgetheilten Entwicklungsgeschichte, dass die entwickelten Sprosse hier immer am Grunde eines Seitenblattes und zwar dem Blattunterlappen genähert inserirt sind. Nicht jedes Blatt trägt aber an seinem Grunde einen Seitenspross. Die Zelle, welche beim Auftreten einer Verzweigung zur Astmutterzelle wird, kann vielmehr (natürlich nur bei der zweiten eben erwähnten Verzweigungsart) auch zur einfachen Gewebezelle der Stammoberfläche werden. — Die Stellung der Zweige zu den Blättern ist nach dem Obigen eine ähnliche, wie sie bei dorsiventralen Organen häufig auftritt. Auch bei der Floridee *Herposiphonia*, der Siphonee *Caulerpa*, ferner bei den Filicineen *Salvinia* und *Marsilia* stehen die Zweige auf den Flanken, die Blätter auf der Rückenseite des Stammes. —



(B. 222.) Fig. 6.
Scheitelansicht eines Sprosses von *Lepidozia reptans* nach LEITGEB). Im ältesten Segment (I) ist in der bauchständigen Hälfte eine Sprossanlage (Sp) sichtbar.

Die Seitensprosse mancher foliosen Lebermoose haben die Fähigkeit sich zu Ruheknospen umzugestalten. Solche ruhende Knospen finden sich z. B. bei *Lejeunia*, die drei ersten Blätter des Seitensprosses schliessen hier zu einer Hülle zusammen, welche den auf unbestimmte Zeit ruhenden Spross umgiebt und erst bei dessen Weiterentwicklung durchbrochen wird.

Die Zweige, welche auf der Bauchseite des Stämmchens entspringen, haben in vielen Fällen den Charakter von Adventivbildungen, d. h. sie treten ohne bestimmte Beziehung zum Vegetationspunkt an beliebigen Stellen auf, in anderen Fällen aber zeigen sie die akropetale Entstehungsfolge gewöhnlicher Zweige. In beiden Fällen können sie exogenen oder endogenen Ursprungs sein. Der letzteren Art gehören z. B. die Flagellenäste von *Mastigobryum* an. Es sind dies peitschenförmige, dünne mit rudimentären Blättern besetzte Aeste. Sie entstehen in akropetaler Reihenfolge, und zwar je aus einer, unmittelbar unter der Oberhaut gelegenen Zelle (nach LEITGEB, s. die Anm. auf pag. 533) also endogen. Dieselbe Anlage zeigen auch die unten zu erwähnenden Fruchtäste derselben Pflanze, sowie die von *Lepidozia, Calypogeia* etc. — Bei *Lophocolea bidentata* und *Jungermannia bicuspidata* geschieht die Sprossbildung fast ausschliesslich aus der Bauchseite der Sprosse, die Aeste werden auch hier endogen angelegt, sie breiten sich dann aber auf beide Seiten des Hauptstämmchens auf dem Subtrat aus, so dass das Verzweigungssystem denselben Habitus zeigt, wie ein aus Flankenverzweigung hervorgegangenes. — Es können bei *J. bicuspidata* aber auch Aussenzellen zu Aesten werden, namentlich ist dies der Fall bei Bildung von Adventivsprossen Aussenzellen älterer Pflanzen wachsen zu langen Schläuchen aus, an deren Spitze

eine Knospe sich bildet. -- Adventivsprosse bilden sich hier wie bei *Lophocolea bidentata* auch auf den Blättern. Diesen Adventivbildungen schliesst sich unmittelbar die Bildung von Brutknospen etc. an. Ehe wir dieselben aber betrachten, haben wir noch kurz des einzigen nicht dorsiventralen foliosen Lebermooses des *Haplomitrium Hookeri* Erwähnung zu thun. —

Rhizoïden, die sonst auf der Bauchseite des Stämmchens entspringen, finden sich hier überhaupt nicht. Auch hier wie bei den andern beblätterten Formen geht aus jedem Segmente der Scheitelzelle ein Blatt hervor, das sich in seiner Bildungsweise den Blättern von *Fossombronia* anschliesst, indem es wie diese von Anfang an nur eine Spitze hat, und nicht wie das der dorsiventralen foliosen Formen von Anfang an zweitheilig ist. — Die Stämmchen sind immer reich verzweigt, die Zweige entspringen theils aus der Blattregion oder aus dem unterirdischen Stammtheile, sie sind dann farblos und am Grunde unbeblättert. Entweder ergrünen sie später an ihrer Spitze, nachdem sie sich aufwärts gekrümmt haben und über den Boden getreten sind, und bilden sich zu normalen Sprossen um, oder sie haben wurzelartigen Charakter und bleiben im Boden. Die Rhizoïden, durch welche alle andern Lebermoose an ihrem Substrate befestigt sind, fehlen bei *Haplomitrium*, wie schon erwähnt, gänzlich. Wir haben also im letzteren Fall eine ähnliche Erscheinung wie bei der Lycopodine *Psilotum*. Auch dieser fehlen Wurzeln gänzlich, ihre Functionen werden von wurzelähnlichen Zweigen übernommen, wie bei *Haplomitrium*[1]) (s. pag. 299 des I. Bds. dieses Handbuchs). Alle diese Zweige entstehen nach LEITGEB an beliebigen Stellen, nicht in akropetaler (progressiver) Reihenfolge. Sie sind rings um den Stengel inserirt, ohne bestimmte Beziehung zu den Blättern. Man findet zwischen entwickelten Aesten Sprossanlagen in Form von kaum bemerkbaren Höckern.

Haplomitrium gehört zu den seltenen Moosen, das bisher untersuchte Material ist deshalb kein zureichendes gewesen. Es wäre daher wol denkbar, dass die Entstehung der Zweige, wenigstens am oberirdischen Stammtheile eine akropetale ist, und die erwähnten Sprossanlagen solche sind, die in ihrer Entwicklung zurückblieben, sich also den obenerwähnten Ruheknospen ähnlich verhalten. Andererseits kommt aber intercalare Sprossanlage neben der akropetalen auch bei den dorsiventralen Lebermoosen vor, und findet sich auch bei höheren Pflanzen, z. B. in den Inflorescenzen von *Dorstenia*. — Die sämmtlichen Sprosse von *Haplomitrium* entstehen übrigens exogen.

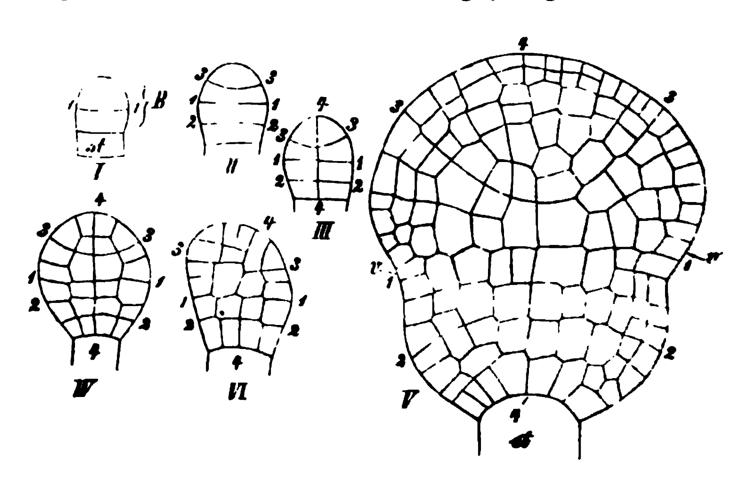
Bildung von Brutknospen. Neben der Vermehrung durch Adventivsprosse, die, wie oben geschildert wurde, bei thallosen wie frondosen Formen auftreten, findet sich in reichlichem Maassstabe die durch Brutknospen. Einzelne Zellen oder Zellcomplexe lösen sich vom Pflänzchen ab, und wachsen zu einem neuen Individuum heran.

a) Thallose Formen. Der einfachste Fall von Brutknospenbildung findet sich bei *Aneura*. LEITGEB schildert hier den Vorgang folgendermassen (III, pag. 43): »Zellen des Randes und ebenso Oberflächenzellen der Dorsalseite des Laubes lockern sich aus ihrem Verbande, runden sich ab und werden nun zweigetheilt. Es zerfällt so das Laub in eine grosse Menge von Brutzellen, deren Weiterentwicklung aber erst erfolgt, wenn dieselben sich vollkommen losgelöst haben, und wahrscheinlich überhaupt erst dann, wenn sie mit dem Substrate in Berührung kommen.« Nachdem, was ich bei *Aneura multifida* gesehen habe, ist

[1]) Auch für Hymenophylleen wird Aehnliches angegeben, die Thatsache bedarf aber hier noch sehr näherer Untersuchung.

der Vorgang ein anderer. Es findet hier nämlich nicht ein Loslösen der einzelnen Zellen des Thallus von einander statt, das Zellgerüste desselben bleibt vielmehr erhalten, und die zweigetheilte Brutknospe wird (wahrscheinlich nachdem sie sich mit einer neuen Membran umgeben hat) durch einen kurzen Ruck aus der Mutterzelle entleert. Nachher findet man auf der Rückenseite derselben das Loch, durch welches die Brutknospe ausgetreten ist, im übrigen aber bleiben die Wände der Brutknospenmutterzelle intakt, mit Ausnahme der inneren Schichten derselben, durch deren Quellung ohne Zweifel die Brutknospe aus der Mutterzelle hinausgedrängt wird. An dieser Brutknospenbildung betheiligen sich ganze, nahe am Scheitel gelegene Gewebecomplexe, die Oberfläche der Sprosse ist oft wie bestäubt mit diesen zweizelligen Brutknospen. Die Weiterentwicklung dieser Brutknospen erfolgt nach Hofmeister in ähnlicher Weise wie die unten zu beschreibende Keimung der Sporen.

In anderen Fällen werden die Brutknospen in besonderen Behältern, die bei den einzelnen Gattungen verschiedene Form haben, gebildet. So bei den Marchantieen *Lunularia* und *Marchantia*, ferner bei *Blasia*. Auf der Rückenseite des Thallus stehen Behälter, welche bei *Marchantia* die Form eines nach oben offenen mit gefranztem Rande versehenen Körbchens haben bei *Lunularia* ist der Rand nur auf seiner einen, dem Vegetationspunkt abgekehrten Hälfte entwickelt, bei *Blasia* sind die Brutknospenbehälter flaschenförmig und besitzen einen langen, engen Hals, durch welchen die Brutknospen entleert werden. Die Entwicklung der Brutknospen der Marchantieen wird durch Fig. 7 dargestellt. Aus dem Grunde



(B. 228.) Fig. 7.

Brutknospenentwicklung von *Marchantia polymorpha*. st Stiel. Die Wände sind im Allgemeinen nach ihrer Entstehungsfolge numerirt (2 und 3 treten aber z. B. meist gleichzeitig auf. v und v_1 Vegetationspunkte der aus der Brutknospe sich entwickelnden Sprosse. Fig. VI als Beispiel einer Brutknospe, deren Hälften sich ungleich entwickelt haben, die linke ist stärker gewachsen, als die rechte.

des Brutknospenbehälters sprossen Papillen hervor, die sich zunächst in zwei Zellen theilen, eine Stielzelle (st Fig. 7) und eine Endzelle. Die Figuren I bis V zeigen, wie die letztere sich zu einem flachen, in der Mitte mehrschichtiger Gewebekörper umformt, welcher die Brutknospe darstellt, deren Zellenanordnung ein instructives Beispiel für das Studium der Beziehungen zwischen Zellenanordnung und Wachsthum bietet. Seitlich an der Brutknospe bilden sich zwei

Einbuchtungen v und v_1, hier liegen die Vegetationspunkte der zwei Sprosse, die aus der Brutknospe, wenn dieselbe aus dem Behälter entleert ist, hervorgehen. Die Wachsthumsachse dieser Sprosse steht also rechtwinklig zur Längsachse der Brutknospe. Die Entleerung findet auch hier dadurch statt, dass ein sehr quellungsfähiger Schleim sich auf dem Boden der Behälter bildet, und so die Brutknospen allmählich herausdrängt. Dieser Schleim wird von Haaren geliefert, welche zwischen den Brutknospen im Behälter stehen, er entsteht an denselben in ganz ähnlicher Weise wie an den »Keulenpapillen«, welche den Vegetationspunkt von *Pellia, Aneura* etc. mit einer Schleimschicht überziehen. — Ganz ähnlich wie die Brutknospen von *Marchantia* entstehen auch die von *Lunularia;* der Name der Pflanze rührt von der halbmondförmigen Gestalt der Brutknospenbehälter her. An den Brutknospen sind die Wurzelhaare schon angelegt als farblose Zellen, welche durch das Gewebe der Brutknospe hindurchgehen. Die Brutknospen von *Blasia* sind viel kleiner als die der erwähnten Marchantieen. Sie haben annähernd kugelige Form, der Scheitel des Sprosses, der aus ihnen hervorgeht, ist nicht schon in der Anlage vorhanden. Ausser diesen in besonderen Behältern entwickelten Brutknospen finden sich Brutschüppchen auf der Thallusoberseite, besonders an solchen Sprossen, welche weder Brutknospenbehälter noch Geschlechtsorgane tragen. Die Zelle, aus welcher der Spross hervorgeht, ist an der Basis der Schüppchen schon in einem frühen Entwicklungsstadium kenntlich.

b) Die Brutknospen der foliosen Jungermannien können sowol auf den Blättern als auf den Stämmchen auftreten. Am häufigsten finden sie sich aber an den Blattspitzen, so z. B. bei *Jungermannia ventricosa.* Die Randzellen (weniger häufig die Flächenzellen) des Blattes wachsen zu Brutzellen aus, die hefeartige Sprossung zeigen. BERGGREN[1]) hat die Weiterentwicklung der Brutkörner zu jungen Pflänzchen beobachtet, sie scheint den Abbildungen nach im Allgemeinen mit der Keimung der Sporen übereinzustimmen. Bei *Scapania nemorosa* findet man an den Sprossen, welche Keimkörner produciren, bei den unteren Blättern nur die Spitze des Blattoberlappens mit Keimkörnern besetzt. Bei den weiter oben stehenden Blättern wird zuerst der Blattunterlappen in die Brutknospenbildung mit einbezogen, und je weiter man im brutkörnerbildenden Blattschopfe nach oben geht, desto mehr verkümmern die Blattflächen, bis endlich an Stelle jedes Blattes eine Gruppe von Brutkörnern erscheint.[2]) Die blattbürtigen Brutknospen sind somit durch allmähliche Reduction der Blattflächen zu stengelbürtigen geworden. Die Stengelspitzen der brutknospentragenden Pflanzen, und zwar in der Regel die sterilen Exemplare — von *Scapania nemorosa, Jungermannia bicuspidata,* etc. sind dann ganz mit Brutkörnern bedeckt. Ebenso ist es bei den brutknospentragenden Stengelspitzen von *Calypogeia Trichomanes,* ohne dass hier nach der Abbildung BERGGREN's (a. a. O. Taf. IV, Fig. 25) keimkörnertragende Blätter vorhergingen. Die Brutknospen sitzen hier sogleich auf der Stengelspitze, unterhalb derselben befinden sich einige reducirte Blattanlagen. Während die eben betrachteten Brutknospen ein oder wenig (meist zwei-) zellige Körper waren, bilden sich am Blattrande von *Radula complanata* aus ein-

[1]) Jakttagelser öfver Mossornas könlösa fortplantning. Lund 1865, tab. IV. Der Text dieser Abhandlung ist mir — weil in schwedischer Sprache verfasst — unzugänglich.

[2]) Dieser Gruppe käme nach einer auch heute noch nicht ganz verschwundenen Anschauungsweise die »Dignität eines Blattes« zu, andererseits besitzen die einzelnen Brutknospen aber auch die »Würde« von »Trichomen« u. s. w.

zelnen Zellen derselben vielzellige Zellscheiben, aus denen nach ihrer Loslösung vom Mutterblatte neue Pflanzen hervorgehen, ganz in derselben Weise, wie bei den durch Sporenkeimung entstandenen Keimscheiben. — Dass aus Blattflächen von *Lophocolea* etc. auch direkt neue Pflänzchen hervorgehen können, wurde oben schon erwähnt und derselbe Vorgang kommt nach gelegentlichen Beobachtungen auch bei andern foliosen Jungermannien vor. — Eine noch grössere Mannigfaltigkeit findet sich bei der ungeschlechtlichen Propagation der Laubmoose, wie unten geschildert werden soll.

Rückblick auf die vegetative Gliederung der Lebermoose. Aus der vorstehenden Schilderung, der sich leicht noch weitere Einzelheiten beifügen lassen, geht hervor, dass die Lebermoose eine grosse Mannigfaltigkeit in ihrer vegetativen Gliederung besitzen; Habitus, Blattbildung und Verzweigung lassen sich nicht in ein Schema bringen, sondern treten auf in einer Anzahl von Formen, die unter sich durch Uebergänge verbunden sind. Was speciell die Vorstellungen betrifft, die man sich über die Art und Weise, wie die foliosen Formen aus den thallosen hervorgingen, bilden kann, so soll auf dieselbe bei Betrachtung der Keimungserscheinungen noch eingegangen werden. Hier mag noch einmal ein Umstand hervorgehoben werden, der für die Vegetationsorgane der Lebermoose sehr charakteristisch ist, die Thatsache nämlich, dass dieselben mit der alleinigen Ausnahme von *Riella* und *Haplomitrium Hookeri* dorsiventral gebaut sind, d. h. eine dem Lichte zugewendete Rückenseite besitzen, die anders organisirt ist, als die dem Substrate zugewendete Bauchseite. Im einfachsten Falle äussert sich diese Dorsiventralität dadurch, dass nur die Bauchseite Rhizoiden producirt, und oben am Vegetationspunkt Keulenpapillen stehen, während auf der Rückenseite die Geschlechtsorgane entspringen, so z. B. bei *Pellia, Aneura* etc. Nach den interessanten Ergebnissen, welche LEITGEB bei Untersuchung der Farnprothallien erzielt hat, kann es wol kaum einem Zweifel unterliegen, dass auch bei den thallosen Lebermoosen das Licht einen bestimmenden Einfluss auf die Dorsiventralität der thallosen Lebermoose ausübt, d. h., dass diejenige Seite zur Rhizoidseite wird, welche dem Lichte abgewendet ist. In der That hat sich auch bei Versuchen, welche Dr. ZIMMERMANN im SACHS'schen Laboratorium in Würzburg unternahm, herausgestellt, dass dies sogar bei den Marchantieen der Fall ist. Hier ist die Dorsiventralität eine viel ausgeprägtere als bei den thallosen Jungermannien, die Rückenseite besitzt in ihrer Lufthöhlenschicht ein scharf charakterisirtes Gewebe, die Bauchseite producirt Schuppenlamellen und Rhizoiden. An den Brutknospen von *Marchantia* und *Lunularia* ist diese Dorsiventralität noch nicht ausgebildet, sie besitzen vielmehr zwei gleiche Seiten. Jede von denselben kann zur Rücken- oder zur Bauchseite werden,[1]) die Entscheidung darüber hängt von äusseren Faktoren, speciell von der Beleuchtung ab. Unter normalen Verhältnissen bildet immer die dem Substrate zugekehrte Seite Wurzelhaare. Ist die Dorsiventralität einmal eingeleitet, so ist sie auch inhärent, und dreht man einen jungen Spross nun um, so dass also seine frühere Rückenseite zur Bauchseite wird, so krümmt er sich so lange, bis seine ursprüngliche Rückenseite wieder zur Lichtseite geworden ist. Sä't man *Marchantia*-Brutknospen auf Wasser resp. Nährstofflösung aus, und beleuchtet dieselben durch einen Spiegel von unten, während die Seitenwände und die Oberfläche des Glasgefässes umdunkelt sind, so wird die dem Lichte zugewendete Unterseite bei hinreichender Lichtintensität zur spalt-

[1]) Vergl. MIRBEL a. a. O.; PFEFFER, Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumursachen, Arb. des bot. Instituts in Würzburg, herausgeg. v. SACHS. I. Bd., pag. 77 ff.

öffnung- und lufthöhlenführenden Thallusseite des aus der Brutknospe hervorgehenden Sprosses. Es zeigt sich also, dass das Licht darüber entscheidet, welche der beiden Flächen der Brutknospen zur assimilirenden oder stoffleitenden wird.

Auch der Wuchs der dorsiventralen Lebermoose steht in Beziehung zum Lichte. Sie stellen sich bei gewöhnlicher Beleuchtung senkrecht zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, bei schwachem Lichte wachsen sie der Lichtquelle zu, sind positiv heliotropisch.

Die Geschlechtsorgane der Lebermoose werden wie in der Einleitung erwähnt, als Antheridien und Archegonien bezeichnet. Die ersteren, welche die Behälter darstellen, in denen die Spermatozoïden sich bilden, sind kugelige oder ellipsoïdische, kürzer oder länger gestielte Zellkörper, die aus einer Wandschicht und einem Innengewebe (vergl. Fig. 8 C) der Mutterzellen der Spermatozoïden

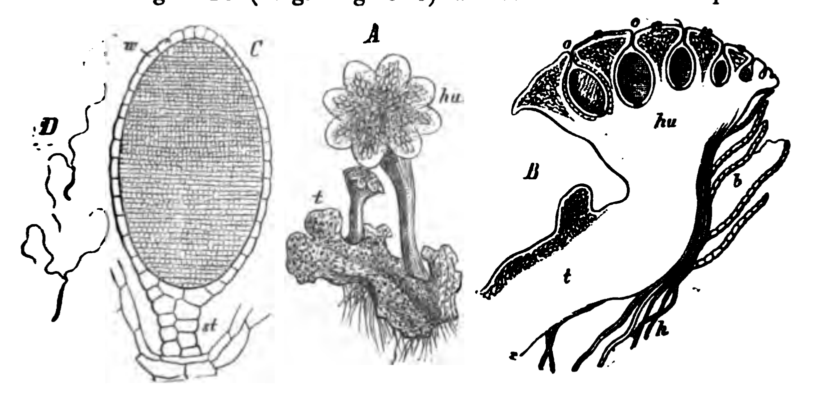


Fig. 8. (B. 224.)

Marchantia polymorpha. Nach SACHS: A Thallusstück mit zwei verschieden alten Antheridienständen, B senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheridienträger, hu, und den Thallus t aus dem er entspringt, bb Schuppen, h Rhizoïden in einer Bauchrinne des Antheridienträgers, oo die Oeffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien (a) sitzen. C ein beinahe reifes Antheridium; st dessen Stiel, w die Wandung, D zwei Spermatozoïden, diese 800 mal vergrössert.

bestehen. Die Entleerung der letzteren findet bei Wasserzutritt statt. Durch die Quellung der Wände der Spermatozoïdenmutterzellen werden die Zellen der Wand am Scheitel des Antheridiums auseinander gedrängt, und die Spermatozoïdenmutterzellen werden entweder ruckweise einzeln oder als Brei entleert, der oft durch die Explosion des Antheridiums weggeschleudert wird, wie dies z. B. bei *Frullania dilatata*, das fast zu jeder Jahreszeit Geschlechtsorgane trägt, leicht zu beobachten ist. Im Wasser isoliren sich die Spermatozoïdmutterzellen, und die Spermatozoïden werden frei. Sie haben die Form von dünnen, 1—3 mal schraubig gewundenen Fäden (s. Fig. 8 D), die am Vorderende mit zwei langen sehr feinen Cilien versehen sind, mittelst deren sie sich im Wasser rotirend und schwimmend bewegen. Die Befruchtung, d. h. das Eindringen der Spermatozoïden in das Archegonium und die Vereinigung derselben mit der Eizelle ist nur möglich bei Gegenwart von Wasser, und meist werden wohl durch Wassertropfen die Spermatozoïden in die Nähe der Archegonien geschwemmt. Dies wird bei der baumbewohnenden *Frullania* dadurch erleichtert, dass häufig männliche Pflanzen oben, weibliche unten am Baume wachsen, und so die Spermatozoïden durch Regenwasser herabgeschwemmt werden können. Nicht selten findet man auch kleine Thiere, z. B. Milben mit Tropfen von Spermatozoïden-

brei behaftet, und sie können so die Spermatozoïden auf die Archegonien übertragen. Thatsache ist jedenfalls, dass die Bildung von Sporogonien, wo männliche und weibliche Pflanzen durcheinanderwachsen, eine sehr reichliche ist. Parthenogenetische Erscheinungen sind bei den Lebermoosen so wenig bekannt als bei den Laubmoosen. *Lunularia vulgaris* z. B. wurde schon im Mittelalter aus Italien nach Deutschland eingeschleppt, wahrscheinlich an Orangebäumen. Zufällig waren es aber nur weibliche Exemplare, — die männlichen sind auch im Süden seltener — und so bringt denn die Pflanze die in Gärten an Steinen, auf Blumentöpfen etc. gut gedeiht und sich reichlich durch Brutknospen vermehrt, zwar alljährlich Archegonien, nie aber Früchte hervor. — Am kleinsten sind die Spermatozoïden bei den Marchantiaceen, am grössten bei *Pellia calycina*, doch habe ich darüber keine genaueren Messungen angestellt. Sie bilden sich in Einzahl in jeder Mutterzelle, und zwar, wie es nach gelegentlichen Beobachtungen bei *Pellia* (wo sich die Mutterzelle kurz vorher in zwei Tochterzellen theilt, deren jede ein Spermatozoïd bildet) scheint, in derselben Weise wie SCHMITZ sie für die Entstehung der Spermatozoïden von *Chara* angegeben hat.[1]) Darnach ist die früher geltende Annahme, dass bei Bildung der Spermatozoïden der Zellkern der Mutterzelle aufgelöst werde, nicht richtig. Der Zellkern bildet vielmehr durch direkte Umgestaltung den Körper des Spermatozoïds, indem seine peripherische Schicht sich verdichtet und zu einem ringförmigen, resp. spiralig eingerollten Bande sich spaltet, während der mittlere Theil des Kernes sich auflockert, und zu dem sogen. farblosen Bläschen sich ausbildet, welches die freigewordenen Spermatozoïden an ihrem Hinterende nachschleppt. Nur das vordere cilientragende Ende des Spermatozoïds geht nach SCHMITZ (sicher wenigstens bei den Characeen) aus dem den Kern umgebenden Plasma hervor, der grösste Theil des ganzen Spermatozoïds aber entsteht aus dem Zellkern selbst. Die Entstehung der Spermatozoïden erinnert somit sehr an die bei den Thieren sich findenden Vorgänge bei der Spermatozoïdbildung. Da wir wissen, dass der Zellkern eine andere stoffliche Beschaffenheit hat, als das übrige Plasma,[2]) so ist die überwiegende Betheiligung des Kerns bei der Spermatozoïdbildung jedenfalls auch von hervorragendem physiologischen Interesse.

Die Zelltheilungsfolge bei Entstehung der Antheridien zeigt bei den einzelnen Gruppen mehrfache Verschiedenheiten, auf die wir hier aber nicht näher eingehen können. Gemeinsam ist allen, dass das Antheridium hervorgeht aus einer papillenförmigen Hervorwölbung einer Zelle. Diese Papille wird durch eine Querwand abgetrennt und zerfällt nun in eine untere Zelle, aus der der Stiel und eine obere, aus der das Antheridium selbst hervorgeht. Auf die Stellung der Antheridien wird unten zurückzukommen sein.

Auf sehr übereinstimmende Weise erfolgt dagegen der Aufbau der Archegonien. Auch die scheinbar sehr abweichenden von *Anthoceros* unterscheiden sich im Grunde nur dadurch von den übrigen, dass sie im Gewebe des Thallus versenkt sind. Gewöhnlich aber sind die Archegonien abgegliederte flaschenförmige, am Grunde bauchig angeschwollene Organe, über deren Struktur in der Einleitung schon das Wesentliche mitgetheilt worden ist. Auch die Archegonien gehen immer hervor aus Oberflächenzellen; eine derselben wächst wie bei Bildung eines Haares papillenförmig aus, die Papille wird abgetrennt und gestaltet sich

[1]) Sitz.-Ber. der niederrh. Ges. für Naturw. Heilk. zu Bonn. 13. Juli 1880, pag. 31 d. Sep.-Abdr.

[2]) ZACHARIAS, Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Bot. Zeit. 1881, pag. 1[illegible]

nun entweder direkt zum Archegonium wie bei *Riccia*, oder es wird zunächst eine basale Stielzelle abgegliedert und die obere Zelle zur Archegonienbildung verwendet. Durch drei Längswände, zwei Antiklinen und eine Perikline (s. Fig. 9 B)

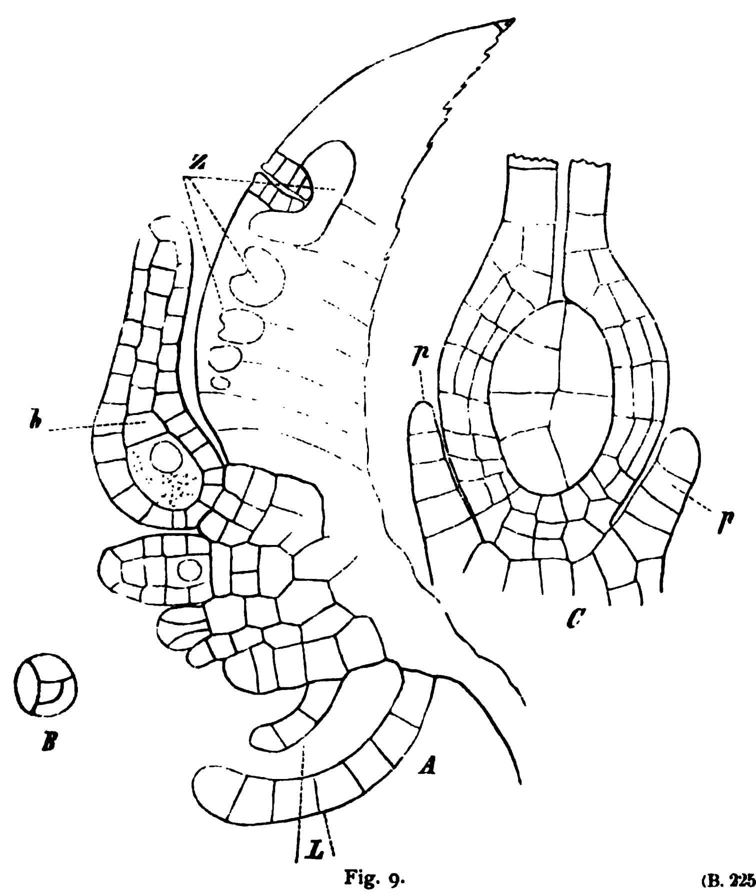


Fig. 9. (B. 225.)

A Längsschnitt durch einen jungen Hut von *Marchantia polymorpha* mit Archegonien verschiedener Entwicklung, b Bauchkanalzelle. B Junges Archegonium von oben. C Unterer Theil eines Archegoniums von *Preissia commutata* mit Embryo, im Längsschnitt. p p die das Archegonium umwachsende Hülle.

zerfällt die Archegonienmutterzelle in vier Zellen: eine innere und drei äussere; die äusseren Zellen werden noch durch eine Anzahl von Längswänden gespalten, die mittlere zerfällt durch eine Querwand in eine obere, die sogen. Deckelzelle und eine untere. Nachdem die Archegonienanlage etwas in die Länge gewachsen, werden sowol die peripherischen Zellen als die innere quer getheilt. Das Archegonium ist so in zwei Theile zerfallen, einen unteren, der zum Bauch- und einen oberen, der zum Halstheile wird. Betrachten wir zunächst die Veränderungen, die in dem letzteren vor sich gehen, so ist zu bemerken, dass durch Quertheilungen der innern Zelle und der äussern, der Wandzellen des Halstheiles, der Hals in vier Stockwerke zerfällt. Er besteht also nun aus einer Reihe von vier inneren übereinander gestellten Zellen, welche als Halskanalzellen bezeichnet werden und aus den äusseren Zellen, den Wandzellen des Halses. Auch in der Deckelzelle, welche das Archegonium nach oben abschliesst, sind unterdessen

Veränderungen vor sich gegangen, sie hat sich durch zwei über's Kreuz gestellte Wände in vier quadratisch gelegene Zellen getheilt, die sich später durch weitere Spaltungen noch vermehren. Die innere Zelle des Bauchtheils des Archegoniums wird zur Eizelle, nachdem sie durch eine nach unten convexe Wand eine kleine Zelle, die Bauchkanalzelle (Fig. 9 A b) von sich abgetrennt hat. Die junge Eizelle selbst vergrössert sich bedeutend, die Wandzellen folgen dieser Vergrösserung unter entsprechender Vermehrung ihrer Zahl. Ist das Archegonium reif, so verschleimen zunächst die Querwände der Halskanalzellen, dann auch der innere Theil der Seitenwände derselben, während die Plasmareste im Halskanal zu einem dünnen Strange zusammengepresst inmitten derselben liegen. Halten die Deckelzellen den steigenden Druck des quellenden Schleimes im Halskanal nicht mehr aus, so werden sie auseinandergedrängt, der Schleim quillt hervor, und stösst zugleich den Plasmastrang aus. Die Eizelle liegt als freier Protoplasmaballen im Bauchtheil des Archegoniums. In dem Schleim der an der Mündung der Archegonien liegt, fangen sich die umherschwärmenden Spermatozoïden, und dringen dann durch den Halskanal bis zur Eizelle vor. Diese hat an ihrem oberen Ende einen helleren Fleck, den Befruchtungsfleck, hier trifft das Spermatozoïd auf das Ei und verschmilzt mit demselben. In Folge der Befruchtung umgiebt sich die Eizelle mit einer Membran und aus dem weiteren Wachsthumsprozess dieser Zelle geht das Sporogonium hervor. — Die Entwicklung des Sporogons soll unten vergleichend vorgeführt werden, hier haben wir zunächst noch die Stellung und Vertheilung der Geschlechtsorgane in's Auge zu fassen.

Die Vertheilung der Geschlechtsorgane ist eine monoecische oder dioecische. Dioecisch ist z. B. der kleine *Sphaerocarpus terrestris*, und die männliche Pflanze ist hier etwas kleiner als die weibliche, ein Verhältniss, das sich bei manchen Laubmoosen excessiv steigert. Was zunächst a) die thallosen Formen betrifft, so stehen die Geschlechtsorgane immer auf der Rückenseite des Thallus und zwar, wo eine Mittelrippe vorhanden ist, an oder zunächst derselben. *Riccia* macht natürlich auch hier eine Ausnahme. Die Antheridien, deren Rand orangeroth gefärbt ist, sitzen am Rande des Flügels, die Archegonien beiderseits desselben, aber mehr nach innen (vergl. Fig. 1). Bei den übrigen thallosen Formen ist es entweder ein gewöhnlicher Thallusspross, welcher Geschlechtsorgane trägt, oder es erfahren bestimmte Theile oder ganze Sprosse des Thallus eine Umformung zu Antheridien- oder Archegonienständen. Die Archegonien bilden sich zwar in unmittelbarer Nähe des Scheitels, aber nie aus den Zellen des letzteren selbst, wie dies bei den foliosen Jungermannieen der Fall ist. Leitgeb benützt diese Eigenthümlichkeit um die Jungermannieen einzutheilen in akrogyne, d. h. solche, bei denen aus der Scheitelzelle selbst ein Archegonium gebildet wird, wie dies bei sämmtlichen foliosen Formen mit Ausschluss von *Haplomitrium* geschieht, und in anakrogyne, d. h. solche, bei welchen die Archegonien nicht direkt aus dem Scheitel entspringen: sämmtliche thallose Formen und *Haplomitrium*. — Diejenigen Archegonien tragenden Thallussprosse, die nicht zu besonderen Archegonienständen umgebildet sind, stellen ihr Wachsthum mit dem Eintreten der Archegonienbildung entweder ein, wie z. B. bei *Blasia*, oder sie sistiren es nur, wenn ein Archegonium befruchtet wird, um dann wieder weiter zu wachsen und eventuell neue Archegonien zu produciren, so ist es bei *Fossombronia*. Von dem erwähnten Verhalten der fertilen Sprosse von *Blasia* nur wenig verschieden ist die Bildungsweise der Geschlechtssprosse von *Anthoceros*: Bestimmte Thalluszweige bleiben hier in ihrem Wachsthum den andern vegetativen

gegenüber zurück, und kommen in Folge dessen seitlich an den Rand des Thallus zu stehen, der Bauchseite derselben etwas genähert. Diese Sprosse produciren Archegonien oder Antheridien, männliche und weibliche Sprosse können entweder auf derselben Pflanze *(A. multifida)* oder auf verschiedenen Individuen *(A. palmata)* erscheinen. Die Antheridien stehen in akropetaler Reihenfolge am Geschlechtsspross und sind dem Gewebe desselben eingesenkt. Dieselbe Entstehungsfolge, wie die Antheridien, zeigen auch die Archegonien. Dieselben sind auf doppelte Weise geschützt, einmal dadurch, dass eine Anzahl von Haaren zwischen ihnen steht, und dann durch eine Hülle, welche den Archegonienstand umgiebt. Diese Hülle ist nichts anderes, als der aufgestülpte Sprossrand des Geschlechtssprosses. Wir übergehen eine Anzahl ähnlicher Fruchtsprosse und erwähnen hier nur noch die von *Metzgeria*. Hier sind es nicht aus der Endverzweigung des Thallus hervorgegangene Sprosse, die zu Trägern der Geschlechtsorgane werden, sondern diese entstehen ausnahmslos als Adventivsprosse auf der Mittelrippe des Thallus. Sie sind um die auf ihrer Dorsalseite stehenden Geschlechtsorgane zu schützen so sehr concav gekrümmt, dass sie das Ansehen einer blattartigen Hülle gewinnen. Bei den Formen, die keinen solchen Fruchtspross besitzen, wird der Schutz der Geschlechtsorgane auf andere Weise erreicht. Vor Allem durch Versenken derselben in den Thallus und dann durch besondere Wucherungen des letzteren, die in Form einer Hülle ausgebildet werden. Bei *Pellia* z. B sprosst während der Entwicklung der ersten Archegonien aus der Rückenseite des Thallus eine dünne Lamelle von Zellgewebe hervor, welche schliesslich eine die Archegonien umschliessende, vorn offene taschenförmige Hülle (Involucrum) bildet. Bei *Symphyogyna, Blyttia, Moerkia* etc. sind die Antheridien von blattartigen Schüppchen gedeckt, die ebenfalls nichts andres sind als Thalluswucherungen. Bei *Fossombronia* und *Haplomitrium* stehen die Antheridien frei auf der Oberfläche des Stengels, in der Gipfelknospe sind sie durch die Blätter derselben geschützt. Bei *Sphaerocarpus* werden die Geschlechtsorgane nicht in den Thallus versenkt, sondern über der Oberfläche derselben angelegt. Gleichzeitig mit einem jungen Antheridium aber wachsen auch die ringsumliegenden Zellen wallartig empor. Die Hülle überwuchert den Scheitel des jungen Antheridiums und endet in einen zitzenförmigen Fortsatz, an dessen Spitze sich eine Oeffnung befindet. Eine ähnliche Hülle besitzen auch die Archegonien, und zwar entwickelt sich dieselbe auch an unbefruchteten Archegonien, im Gegensatz zu den Hüllen der Archegonien der Marchantieen, welche vor der Befruchtung nur einen kurzen Saum an der Basis der Archegonien bilden und auf diesem Stadium auch stehen bleiben, wenn das Archegonium nicht befruchtet wird, ist aber das letztere der Fall, so zeigen sie ein mächtiges Wachsthum und umwachsen die Archegonien. Es erinnert dies Verhältniss an das der Ovula mancher Angiospermen: während dieselben gewöhnlich unabhängig von der Befruchtung ihre volle Entwicklung gewinnen, ist bei den Orchideen z. B. Bestäubung nöthig, wenn das zur Zeit der Bestäubung noch rudimentäre Ovulum seine volle Entwicklung erlangen soll. Ebenso werden bei *Blasia* die Archegonien erst nach der Befruchtung in's Gewebe versenkt, bei *Anthoceros* aber treten sie auch in der Anlage gar nicht über die Thallusoberfläche hervor, abgesehen davon aber, dass die Archegonmutterzelle in's Thallusgewebe versenkt ist, also auch der Archegonienhals nicht über den Thallus hervorragt, sondern mit dem Gewebe desselben verbunden ist, stimmt die Archegonentwicklung von *Anthoceros* mit der der übrigen Lebermoose im Wesentlichen überein.

Wie in dem anatomischen Bau ihres Thallus, so weichen die Marchantiaceen auch bezüglich ihrer Fruchtstände, oder wie LEITGEB dieselben neuerdings genannt hat, ihrer Inflorescenzen von den übrigen thallosen Formen ab. Die niedrigstehenden Glieder der Marchantiaceenreihe, die Riccien, verhalten sich bezüglich der Anordnung ihrer Geschlechtsorgane freilich noch durchaus ähnlich wie die thallosen Jungermannien, z. B. *Pellia*. Hinter dem Scheitel werden auf der Rückenseite des Thallus Archegonien oder Antheridien angelegt und dieselben sofort in den Thallus versenkt. Der hierbei stattfindende Wachsthumsvorgang ist ein ganz ähnlicher wie der, welcher zur Bildung der oben beschriebenen Luftkammern führt: die Stelle, wo die Archegonien resp. Antheridienanlage sich befindet, nimmt am Dickenwachsthum der Thallusrückenseite ferner keinen Theil und wird so vom angrenzenden Gewebe umwallt. Stehen nun die Geschlechtsorgane sehr nahe zusammen und wachsen überdies die zwischen ihnen befindlichen Oberflächenzellen zu Haaren aus, so trifft dieses Zurückbleiben eine grössere Fläche, es bildet sich eine Grube in der Thallusrückenseite, in welcher die Geschlechtsorgane stehen. So entstehen die grubenförmigen Vertiefungen, welche die Archegonienstände von *Corsinia* und *Boschia* bergen, sie haben von oben gesehen unregelmässige Begrenzung und sehen bei *Corsinia* aus wie kleine Löcher, welche etwa durch ein spitziges Instrument auf der Thallusrückenseite verursacht worden sind. — Auch bei den Marchantieen (im engern Sinn) findet sich diese einfache Form von Inflorescenzen noch bei *Clevea hyalina* und öfters auch bei *Sauteria alpina*. Die Antheridien stehen auf der Rückenseite eines gewöhnlichen Thallussprosses, der mit der Anlage der Antheridien sein Wachsthum durchaus nicht abschliesst. — Bei andern Gattungen stehen die Antheridien in Gruppen auf der Rückenseite des Thallus zusammen. — Jedes Antheridium ist dem Thallusgewebe tief eingesenkt und die Gesammtheit derselben erscheint als kleine über das andere Thallusgewebe etwas hervorragende Scheibe. So z. B. bei *Grimaldia* und *Reboulia*. Die Oberfläche der Scheibe ist mit kleinen Höckern besetzt, in welchen die Ausführungsgänge der Antheridien münden. Der Sprossscheitel selbst hat mit der Bildung der Anheridienscheibe nichts zu thun, sein Wachsthum wird aber durch das Auftreten derselben zeitweilig oder dauernd sistirt *(Reboulia)*. Die Antheridienscheibe erscheint dann endständig an einem Thalluszweig, der Vegetationspunkt des letzteren liegt am Vorderrande der Scheibe zwischen Schuppen versteckt, in manchen Fällen aber kann er auch wieder weiter wachsen. Dagegen ist dies nie der Fall bei den Antheridienständen von *Lunularia*, dieselben stehen daher endständig an einer Auszweigung des Thallus, die von dem vegetativen Gabelzweige zur Seite gedrängt wird. Aehnlich ist es bei *Duvalia*, auch hier sind die Antheridienstände endständig, ihre Anlage erfolgt unmittelbar nach einer Gabelung. Es werden aber immer beide Gabelzweige fertil und legen Stände an, die demselben oder verschiedenem Geschlechte angehören können. — *Duvalia* bildet den Uebergang zu den Ständen, die aus einem ganzen Verzweigungssysteme hervorgehen. Dies ist der Fall bei *Fegatella, Preissia* und *Dumortiera*. Der fertil werdende Scheitel theilt sich vor Anlage der Antheridien mehrmals hintereinander und der ganze Complex von Scheiteln wird nun fertil. Solche zusammengesetzte Stände sind, abgesehen von der grossen Anzahl der Antheridien dadurch charakterisirt, dass die Geschlechtsorgane nicht mehr vom hintern Ende des Standes nach vorne successive jünger werden — wie dies bei der gewöhnlichen akropetalen, gegen einen Scheitel hin gerichteten Entwicklungsfolge naturgemäss der Fall ist, —

sondern dass eine centrale Anordnung hervortritt (vergl. Fig. 8 A), im Centrum der Scheibe finden sich die ältesten Antheridien und von dieser Stelle nach der Peripherie — gegen die Vegetationspunkte hin — verlaufen Gruppen successive jünger werdender (s. Fig. 8 A). Eine solche aus einem ganzen Zweigsystem bestehende Antheridienscheibe verhält sich also, wie LEITGEB hervorhebt, vollkommen wie ein wiederholt gabelig verzweigter Thallus derjenigen Lebermoose, denen man strahligen Wuchs zuschreibt, wie z. B. *Anthoceros* und viele *Riccia*-Arten. Auch diese bilden kreisrunde, aus wiederholt gegabelten Strahlen zusammengesetzte Scheiben, deren ältestes Gewebe natürlich im Centrum liegt. Diese Zusammensetzung der Antheridienstände tritt bei *Fegatella*, wo dieselben rundliche, dem Thallus aufsitzende Scheiben vorstellen, viel weniger hervor, als bei den strahligen Inflorescenzen von *Preissia* und *Marchantia* (s. Fig. 8). Der Aufbau einer solchen Marchantieeninflorescenz soll unten bei der Betrachtung der ähnlichen weiblichen Inflorescenz näher betrachtet werden, hier soll nur noch kurz betont werden, wie deutlich die Entstehung der Inflorescenzen der männlichen »Hüte« der Marchantien auch im fertigen Zustand zuweilen noch ist. In Fig. 10 sind die Umrisse der Oberfläche zweier männlichen Hüte gegeben, die wie erwähnt ein aus Dichotomie hervorgegangenes Sprosssystem darstellen, v_1 v_2 u. s. w. stellen hier die an der Peripherie der Hutfläche liegenden Vegetationspunkte des Sprosssystems dar, M_1 M_2 etc. die sie trennenden Mittellappen, welche als Strahlen der Scheibe erscheinen, worauf bei den weiblichen Inflorescenzen noch näher eingegangen werden soll.

Was die weiblichen Inflorescenzen der Marchantieen betrifft, so stimmen die Riccien mit manchen thallosen Jungermannien darin überein, dass die Archegonien einzeln auf der Rückenseite gewöhnlicher Thallussprosse stehen. Bei der Marchantiee *Targionia*, von der eine Art *(T. Michelii)* auch in Deutschland vorkommt (in Menge z. B. bei Schriesheim an der Bergstrasse)[1]) stehen die Archegonien auf dem verbreiterten Scheitel eines Sprosses, der damit sein Wachsthum abschliesst. Bei *Corsinia* und *Boschia* befinden sich die Archegonien in Gruppen vereinigt in Gruben. In der Mitte der Archegoniengruppe von *Corsinia* bildet sich ein Höcker mit Luftkammern und Athemhöhlungen, der mit den Archegonien herauswächst, so dass dieselben schliesslich in nischenartige, seitliche Aushöhlungen desselben zu stehen kommen, und von Gewebelamellen überdacht werden, die auf dem obern Rande des Höckers entspringen. Auch eine Anzahl Marchantieen tragen ihre Fruchtstände mitten auf dem Thallus, hier bildet sich der Höcker aber viel früher und die Archegonien stehen auf demselben, so z. B. *Plagiochasma* und *Clevea*, 3—4 Archegonien stehen bei ersterer Gattung auf einem unten eingeschnürten oben abgerundeten Höcker. Derselbe ist umsäumt von Hüllschuppen, die durch Auswachsen einer Thallusoberflächenzelle entstehen. Kurz vor der Fruchtreife wird der Stand dadurch, dass der basilare, eingeschnürte Theil zu einem Stiele sich verlängert, emporgehoben, bei manchen *Plagiochasma*-Arten so

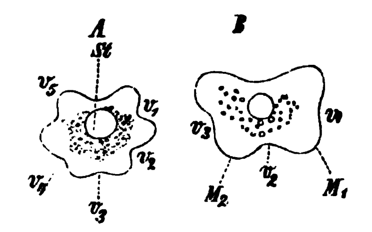


Fig. 10. (B. 226.)

Umrisse zweier spärlich entwickelten männlichen Inflorescenzen von *Marchantia polymorpha*. St Stielinsertion, $v_1 v_2$ u. s. w. Vegetationspunkte, $M_1 M_2$ Mittellappen.

[1] In Italien ist die Pflanze gemein, schon bei Meran bedeckt sie viele Weinbergsmauern.

die Scheibe dem Thallus unmittelbar aufsitzen würde. Derartige unvollkommene Einrichtungen treffen wir in der That bei den einfachsten Gliedern der Marchantieenreihe, wie z. B. den Riccien, wo die Sporen erst durch die Verwitterung des Thallustheiles frei werden, der die reifen Sporogonien trägt. Welche Einrichtungen innerhalb des Sporangiums selbst die Ausstreuung der Sporen erleichtern, das soll unten mitgetheilt werden. — Der Stiel der Marchantieeninflorescenz besitzt zwei mit Rhizoïden erfüllte Rinnen (s. Fig. 11), ein Beweis dafür, dass er sich gebildet hat nach der ersten Dichotomie des zur Inflorescenz werdenden Sprosses, die obere Partie desselben verzweigt sich weiter und wird, kopfförmig anschwellend zum Hute, der untere, halsförmig verengte Theil zum Stiel; die Rhizoïden verlaufen in den durch Einschlagen der Ränder gebildeten Höhlen nach abwärts. — Was die Scheibe betrifft, so sitzen an derselben auf der Unterseite Gruppen von Archegonien, und zwar ist die Anzahl der Gruppen um eins geringer als bei den Strahlen, was sich aus der oben mitgetheilten Entwicklungsgeschichte der Inflorescenz von selbst ergiebt. Die Archegoniengruppen stehen je zwischen zwei der vorspringenden Strahlen, welche nichts anderes darstellen, als die nach unten umgekrempten Mittellappen zwischen zwei Vegetationspunkten der Scheibe. Die ältesten Archegonien sitzen gegen den Rand hin, ein Stellungsverhältniss, das sich aus der Entwicklungsgeschichte des Hutes erklärt (vergl. Fig. 9 A). Jede Archegoniengruppe ist von zwei an ihrem Rande stehenden Hüllschuppen bedeckt. Ausserdem sind die Archegonien in eine Nische des Hutgewebes eingesenkt. Wird ein Archegonium von *Marchantia* befruchtet, so bildet sich ausserdem noch eine Hülle aus dem Gewebe unmittelbar unter dem Archegonium (vergl. Fig. 9 B pp), sie wird als »Perianthium« bezeichnet und umhüllt die junge Frucht wie ein Sack. Angelegt werden die »Hüte« von *Marchantia* im Frühjahr (die von *Preissia, Fegatella,* schon im Herbst des Vorjahres). Der Scheitel des fertil werdenden Sprosses verbreitert sich und schwillt zu einem Köpfchen an. Die ersten Archegonien erscheinen gewöhnlich zu acht — da der Hut meist neun Strahlen hat — in regelmässige Entfernungen gestellt. Und zwar entspringen sie hier wie bei allen Marchantieen und den thallosen Lebermoosen überhaupt, auf der Rückenseite des Geschlechtsstandes, nahe dem Rande derselben (vergl. Fig. 9). Später tritt in der Mitte des Fruchtkopfes ein sehr starkes Breitenwachsthum ein, die Archegonien werden dadurch auf die Unterseite des Hutes gerückt. Da die Entstehungsfolge der Archegonien auch hier eine akropetale, gegen den Vegetationspunkt hin gerichtete ist, und dieser, der ursprünglich am Rande der Scheibe lag, am weitesten gegen das Centrum derselben hin auf die Unterseite verschoben ist, so erklärt sich leicht, warum wie oben erwähnt, die ältesten Archegonien dem Rande zunächst stehen. Anfangs liegen die Strahlen des Hutes dem Stiele an und sind nach abwärts gerichtet. Später richten sich die Strahlen auf und der Schirm wird ausgespannt. — Die Anzahl der Geschlechtsorgane, die auf einem »Hute« von *Marchantia* stehen, schlägt LEITGEB im Minimum zu 120 an, und da in jedem Archegonienstand gewöhnlich eine Anzahl von Archegonien befruchtet wird, und Sporogonien entwickelt, so ist die Zahl der producirten Sporen eine beträchtliche. — In viel geringerer Zahl sind die Archegonien bei anderen Marchantieen vorhanden, bei *Fegatella* z. B. sind es 4—8.

Unter der foliosen Formen weicht *Haplomitrium* auch hinsichtlich der Vertheilung der Geschlechtsorgane ab. Die Antheridien stehen einzeln oder zu zwei bis drei zusammen ringsum am Stämmchen, am Seitenrande der Blätter oder

geradezu an Stelle von solchen[1]). — Die Archegonien bilden sich aus den der Scheitelzelle nächst gelegenen Segmenten, die Blätter, welche in der Nähe derselben stehen, sind weit schmäler, und oft auf schmale aus 2—3 Zellreihen bestehende Lappen reducirt.

Bei den beblätterten Jungermannien schliesst ein Spross, der Archegonien trägt, immer damit sein Längenwachsthum ab, was auch bei den Antheridien tragenden Sprossen nicht der Fall ist. Was die Vertheilung der Geschlechtsorgane betrifft, so kann dieselbe auch hier eine monoecische oder diöecische sein: derselbe Spross, der in seinem unteren Theile Antheridien getragen hat, kann mit einer weiblichen Inflorescenz abschliessen. Diese sind entweder die Endigungen gewöhnlicher Sprosse, oder es werden besondere Inflorescenzzweige gebildet. Die Zahl der Archegonien in diesen Inflorescenzen ist eine, je nach den Gattungen sehr verschiedene: Bei *Lejeunia* und *Phragmicoma* ist nur e i n Archegonium vorhanden, bei *Frullania* meist 2—3, bei *Plagiochila, Jungermannia*, und *Lophocolea* sind sie in Vielzahl vorhanden; GOTTSCHE fand bei letzterer bis hundert Archegonien in einer Inflorescenz. Umhüllt sind die Archegonien von den Blättern der Stammknospe, die man deshalb als Hüllblätter *(folia perichaetialia)*, oder in ihrer Gesammtheit als Perichaetium bezeichnet hat. Zwischen diesen Hüllblättern und den Archegonien bildet sich bei den meisten Formen eine zweite, becher- oder krugförmige Hülle, das Perianthium (p p Fig. 3). Es gelangt bald nach den Archegonien in Form eines geschlossenen Ringwalles zur Anlage. Bei *Alicularia* ist das Perianthium rudimentär, bei *Gymnomitrium* fehlt es.

Einige Jungermannien entwickeln in der Umgebung der Frucht ein Gebilde, das aussieht wie ein Perianthium, sich aber von einem solchen wesentlich dadurch unterscheidet, dass es seine Entstehung einer Umbildung der Achse verdankt, welche die Archegonien trägt, während die gewöhnlichen Perianthien blattartige Bildungen sind, und dann auch theilweise als Verwachsungsprodukte von Blättern aufgefasst werden. Die Jungermannien, welche ein solches »Pseudoperianthium« besitzen, werden als *Jungermanniae geocalyceae*[2]) bezeichnet, weil die Sporogonien in eine sackartige, theilweise im Boden versenkte Aushöhlung des Achsenendes eingesenkt sind. Gelegentlich kommt eine solche Bildung vor bei *Alicularia scalaris*. Hier wird in der Umgebung der terminalen Archegoniengruppe durch eine stärkere Verdickung der Achse ein Ringwall um die Gruppe gebildet, innerhalb dessen sich das sehr kleine und rudimentäre Perianthium entwickelt. Durch intercalares Wachsthum wird der Ringwall zu einer krugförmigen Bildung, die sich bisweilen in einer von der Achse des Stengels divergirenden Richtung entwickelt und dann wie ein Sack an dem bodenlagernden Stengel hängt. — Was hier mehr als Ausnahme vorkommt, ist bei anderen, wie *Calypogeia* Regel. Die Geschlechtsorgane entstehen hier auf besonderen, endogen auf der Ventralseite in oder neben der Achsel von Amphigastrien des Hauptstämmchens entspringenden Aesten. Dieselben sind zuerst Knöspchen, welche innerhalb der hier sehr kleinen Perichaetialblätter die Archegonien tragen. Das Ende des Sprosses verdickt sich und bildet einen Ringwall um die Archegonien, es entsteht schliesslich eine immer tiefer werdende hohle Bildung in deren Grund das

[1]) Auch ihre morphologische »Würde« ist also keine bestimmte, da sie zuweilen die »Würde« von Blättern geniessen.

[2]) Vergl. GOTTSCHE, Ueber die Fructification der *Jungermanniae geocalyceae* in Nova acta Leop.-Carol. Vol. XXI pars 2. HOFMEISTER, sächs. Ges. der Wissensch. 1854.

befruchtete Archegonium sitzt. Das intercalare Wachsthum in dem »Pseudoperianthium« ist ein sehr lange andauerndes, es kommt schliesslich ein 2 Millim. langes Gebilde zu Stande, das sehr leicht abbricht. Der »Fruchtsack« dringt in den Boden ein und bewurzelt sich hier sogar. Auf der aufwärts gekehrten Spitze des Sackes, an dessen Grund die Archegonien stehen, sind die Perichaetialblätter inserirt. Auf den Grund des Sackes führt von der Spitze desselben ein enger Kanal, der noch durch gekrümmte, in ihn hineinragende Zellen verengert wird. Wenn das Sporogonium bei seiner Reife durch die Streckung seines Stieles aus dem Sacke hervortritt, werden diese Zellen dann zerdrückt. — Es erinnert die Art und Weise, wie hier die Geschlechtsorgane versenkt und somit geschützt werden, auffallend an Vorgänge, wie sie in der Blüthenregion der Angiospermen so häufig sind. So an die Bildung der unterständigen Fruchtknoten, ferner der becherförmigen Inflorescenzen der Feigen etc. Andrerseits ist eine Analogie zwischen der Bildung des Perianthiums und der gamopetaler Corollen ebenfalls kaum zu verkennen, beide Bildungen gehören in die Reihe der Parallelbildungen, d. h. von analogen Gestaltungsverhältnissen, die unabhängig von einander in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten, Bildungen übrigens, deren Verbreitung noch eingehender zu untersuchen ist. — Eigenthümliche Vorgänge beschreibt GOTTSCHE[1]) für *Calypogeia (Gongylanthus) ericetorum*. Hier stehen die Archegonien nicht auf besonderen verkürzten Fruchtsäcken, sondern auf der Oberseite des Stämmchens zwischen den beiden Blattreihen, sie senken sich nach der Befruchtung in das Stengelgewebe ein, und treiben die untere Seite des Stengels in einem Buckel hervor, der, sich verlängernd, das cylindrische, hier excessiv (über 5 Millim.) lange Fruchtrohr bildet. Die reife Kapsel geht später vom Grunde des Stengels aufwärts und tritt mitten in dem, gleichsam durchbohrten Stamm zwischen den Blattreihen hervor. Es würden also diese Jungermannien eine Ausnahme machen von der durchgreifenden Regel, dass Archegonienstände am Sprossscheitel angelegt werden. Allein nach LEITGEB (Sitz.-Ber. der k. Ak. d. Wissensch. (Wien) math.-phys. Kl. LXXXIII. Bd. 5. Heft 1881) ist das Letztere nicht der Fall. Der Hauptspross ist es vielmehr, welcher hier mit einem Archegonienstand abschliesst. Der Anlage des letzteren geht aber die von zwei Seitenzweigen voraus, deren reiche und frühe Entwicklung es mit sich bringt, dass ihre Insertionen mit dem sich einsenkenden und aus der Ventralseite höckerförmig hervortretenden Blüthenboden vollständig verschmelzen. Dies hat zur Folge, dass der Blüthenboden ganz an die Rückenseite des Pflänzchens zu liegen kommt und vom Rande der Gabelung abgelegt wird. Es handelt sich somit hier nur um eine eigenthümliche Verschiebung.

Entwicklung der ungeschlechtlichen Generation, des Sporogoniums. — Wie in der vegetativen Gliederung sich eine continuirliche Reihe von den einfachen thallosen Formen bis zu den foliosen aufstellen liess, so findet auch bei der Ausbildung der befruchteten Eizelle, in der Embryoentwicklung, ein Fortschritt von sehr einfachen Embryoentwicklungsformen bis zu ziemlich complicirten statt, wenngleich die hohe Stufe der Ausbildung, welche viele Laubmoossporogonien erreichen, sich hier nicht findet. Die Differenzen in der Entwicklungsgeschichte der Sporogonien bei den einzelnen Gattungen und Abtheilungen sind wesentlich solche, die sich auf die Bildung des sporenerzeugenden Gewebes, des Archespors im Embryo beziehen. Der Zellenaufbau ist, wenn auch nicht durchgehends, [illegible]

[1]) Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, herausgegeben vom Naturwiss. Verein zu Hamburg 1880, Refer. in Bot. Zeit. 1880, pag. 746 (Mir nur aus letzterem bekannt.

das Zellnetz selbstverständlich mit der Form des Embryos wechselt[1]) ein im Wesentlichen übereinstimmender. Kleinere Differenzen werden im Nachfolgenden nicht berührt werden, in ausführlicher Schilderung findet man die Embryoentwicklung dargestellt in KIRNITZ-GERLOFF's und LEITGEB's Abhandlungen, welche HOFMEISTER's grundlegende Untersuchungen ergänzt und theilweise berichtigt haben.

Die einfachste Embryoentwicklung findet sich nicht bei den Formen mit den einfachsten Vegetationskörpern, also den thallosen Jungermannien, sondern in der Marchantienreihe, und zwar bei den niedersten Formen derselben, bei der Gattung *Riccia*. Hier wie überall umgiebt sich die befruchtete Eizelle zunächst mit einer Membran, und wird dann zu einem kugeligen Embryo (vergl. Fig. 12 A). Seiner Gestalt entsprechend wird er durch Zellwände zunächst in acht Kugeloktanten getheilt. Nach Auftreten weiterer Zellwände wird dann eine peripherische Zellschicht, die Wand des Sporogoniums, von dem centralen Gewebe abgegrenzt, welch letzteres sich in seiner Totalität zu Sporenmutterzellen gestaltet, deren jede durch Theilung vier Sporen reproducirt. Die einschichtige Kapselwand wird später resorbirt, die Sporen werden durch Verwitterung des Thallus frei. Hier ist ein besonderes Archespor also nicht vorhanden, die ganze befruchtete Eizelle ist vielmehr als solches zu bezeichnen. Aber schon in der Reihe der Riccien selbst finden sich weitere Differenzirungen und zwar in doppelter Richtung. Einmal nämlich wird nicht mehr der ganze Embryo zur Bildung von Sporenmutterzellen verwandt, sondern es wird ein kleiner Stiel und eine Sporenkapsel gebildet, sodann treten in letzterer selbst neben den Sporenmutterzellen auch noch sterile Zellen verschiedener Function auf. Die Embryoentwicklung von *Sphaerocarpus* steht in interessantem Gegensatz zu der von *Riccia*. Der Embryo der ersteren Gattung hat nämlich nicht kugelige, sondern langgestreckte Gestalt, und zerfällt demzufolge zunächst nicht in Octanten, sondern in übereinander liegende Querscheiben. Der obere Theil des Embryos wird zur Kapsel, der untere zum Fuss derselben, der unter der Kapsel eingeschnürt, an seiner Basis knollig angeschwollen ist. Die aus dem Archespor hervorgegangenen Zellen lösen sich später von einander und werden kugelig. Aber nicht alle werden zu Sporenmutterzellen: ein Theil bleibt steril und ist anfänglich mit Stärkekörnern gefüllt, die wol zum Wachsthum der Sporenmutterzellen verbraucht werden. Auch die Sporogonentwicklung von *Riella* stimmt mit der von *Sphaerocarpus* überein: auch hier finden sich im Sporenraume neben den Sporenmutterzellen sterile Zellen, die dünnwandig bleiben, die sogen. Nährzellen der Sporen. Kleine, spindelförmige, nicht zur Sporenbildung verwandte Zellen finden sich bei *Corsinia*. Die Gattung *Boschia* hat schon unzweifelhafte Elateren im Kapselraum: längliche Zellen, deren Innenwand meist braun gefärbte, ring- oder spiralförmige Verdickungen aufgesetzt sind, sie sind hygroskopisch und haben die Function,[2]) die Sporenmasse nach der Reife aufzulockern, und so das Ausstreuen der Sporen zu erleichtern. Zugleich findet bei den beiden letztgenannten Gattungen wie bei den Marchantieen (im engern Sinne) eine Sonderung des Sporogoniums in Stiel und Kapsel statt. Bei den Marchantieen ist diese Sonderung schon durch die erste in der befruchteten Eizelle auftretende Wand, die quer zur Längsachse

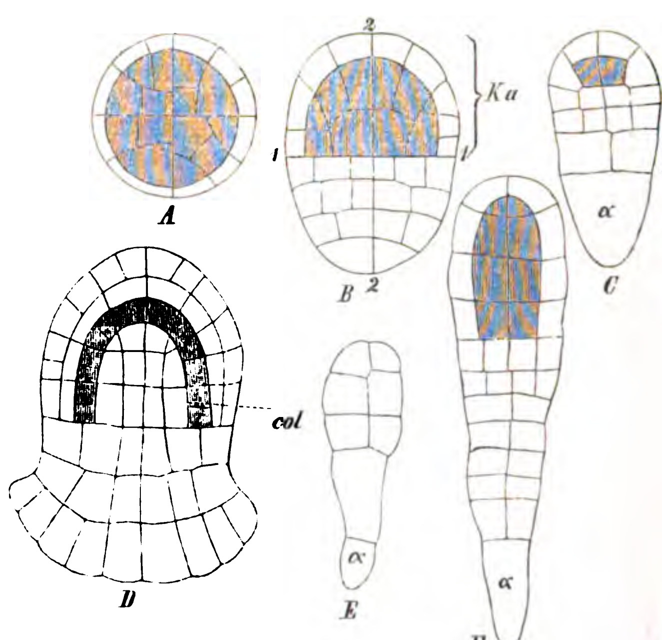
---

[1]) Vergl. den Aufsatz: Zur Embryologie der Archegoniaten in Arb. des bot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. Heft 3.

[2]) Ob dies die einzige ist, bleibt dahingestellt, jedenfalls wäre die Sache näher zu untersuchen.

des Archegoniums steht, eingeleitet (nach den Angaben von KIENITZ-GERLOFF. Bei den oben genannten Riccieen ist dies nicht der Fall). So zeigt Fig. 12 B, dass die Kapsel ausschliesslich aus der oberen Hälfte des Embryos hervorgegangen ist, der wenig umfangreiche Fuss oder Stiel der Kapsel aus der unteren. Wie bei *Riccia* zerfällt der junge Embryo auch hier zunächst in Octanten, deren vier obere zur Kapsel werden. Diese besteht aus einer Wandschicht, die hier aber viel schärfer abgegrenzt ist, als z. B. bei der mit *Riccia* nahe verwandten Gattung *Oxymitra*, und den Innenzellen, aus welchen Sporen und Elateren hervorgehen. Die letzteren enthalten zugespitzte Enden, und schieben sich zwischen die, in einfachen oder doppelten Reihen liegenden Sporenmutterzellen ein.

Bei den Jungermannien (zu denen auch die wegen der eigenthümlichen sterilen Zellen oben erwähnten Gattungen *Riella* und *Sphaerocarpus* zu zählen sind) wird die befruchtete Eizelle zunächst durch eine zur Längsachse des Archegoniums rechtwinkelige Wand in eine untere und eine obere Zelle zerlegt. Aus der letzteren allein gehen die Kapsel und der Stiel des Sporogoniums hervor, während die untere Zelle als Anhängsel am Fuss des Sporogoniumstieles erscheint (α Fig. 12 C, E, F), wenn sie auch in manchen Fällen noch einige weitere Theilungen erfährt. Ein etwas älterer Embryo zeigt in einem oberen Theil ein Zellgerüste, das aus einer Anzahl von Querscheiben besteht, deren jede aus vier Zellen in Form von Cylinderquadranten gebildet wird (vergl. Fig. 12, C, E). Der Scheitel ist eingenommen von vier Zellen in Form von Kugeloctanten. Aus den letzteren geht nun in den einfacheren Fällen (*Pellia, Frullania* und *Lejeunia*, s. Fig. 12 C) die Kapsel hervor, indem durch vier perikline Wände vier äussere Zellen, die Wandzellen, von innern Zellen, dem Archespor, abgetrennt werden. (Die schattirten Zellen in Fig. 12 C). In den meisten Fällen aber werden auch noch den obern vier Zellen angrenzende Stockwerke mit in die Kapselbildung einbezogen. So z. B. bei *Radula*, Fig. 12 F. Aus dem, dem Obigen zufolge vier- oder mehrzelligen Archespor geht durch weiteres von entsprechenden Zelltheilungen begleitetes



(B. 228.) Fig. 12.
Embryoentwicklung der Lebermoose in mehr oder weniger schematischer Darstellung (nach Zeichnungen von LEITGEB und KIENITZ-GERLOFF). A *Riccia*, B *Marchantia polymorpha*, C *Pellia epiphylla*, D *Anthoceros laevis*, E *Jungermannia bicuspidata*, F *Radula complanata*. Das Archespor ist überall schraffirt. Ka Kapseltheil, die Klammer in Fig. C bezeichnet den Stieltheil, α dessen Anhängsel, col. in Fig. D Columella.

Wachsthum der Complex der Sporenmutterzellen und Elateren hervor. Der unter der Kapsel liegende Theil des Embryos, in welchem noch eine weitere Zerklüftung der Scheiben stattfindet, wird zum Kapselstiele, dessen basaler Theil oft zu einem verdickten Fuss anschwillt, der sich in das Gewebe des fertilen Sprosses oft tief einbohrt. Der Sporenraum gewinnt bei seinem weiteren Wachsthum kugelige Gestalt; bei der Reife streckt sich bei den Jungermannien der Stiel sehr bedeutend, die Stärke in demselben verschwindet, eine Zelltheilung findet bei der Streckung nicht mehr statt, sie geht von den angelegten Zellen aus, die Kapsel wird dadurch emporgehoben. Diese selbst öffnet sich in verschiedener Weise: bei den Jungermannien reisst die Kapselwand in vier Klappen auf. Die Risse, welche die Klappen von einander trennen, fallen mit den ursprünglichen Scheidewänden der Octanten, welche den Scheitel des jungen Embryos einnehmen, nach KIENITZ-GERLOFF zusammen. Das Verhalten der reifen *Riccia*-Sporogonien wurde oben schon erwähnt. Bei den Marchantieen löst sich entweder das obere Drittel der Kapselwand in Form eines Deckels ab, oder es bilden sich mehrere, vom Scheitel ausgehende Längsrisse, so dass die Wand in einzelne zahnartige Abschnitte zerfällt.

Die oben erwähnten Abweichungen von dem eben geschilderten Entwicklungsgange und Aufbau der Embryonen beziehen sich hauptsächlich auf die Richtung der Wände im Embryo, das Resultat ist schliesslich dasselbe. Es kommen schon innerhalb einer und derselben Gattung Schwankungen vor, und ebenso Differenzen zwischen Gattungen desselben Familienkreises. Was z. B. die Marchantienreihe betrifft, so ist in der Gattung *Marchantia* selbst die erste Wand gewöhnlich quergestellt zur Längsachse des Archegoniums, wie dies in Fig. 12 B auch angenommen ist (Wand I — I). Zuweilen aber ist sie oben auch schief zur Archegonienachse gestellt, und daraus ergiebt sich dann ein weniger regelmässiges Bild der Zellenanordnung. Regelmässig schief zur Archegonienachse orientirt sind die ersten Wände (Quadrantenwände) von *Oxymitra* und *Corsinia*, wie bei den annähernd kugeligen Embryonen von *Oxymitra* ohne Weiteres verständlich ist. Dass übrigens der Umriss des Embryos nicht der einzige Faktor für die Bestimmung der Richtung der Zellwände ist, ist selbstverständlich, übrigens auch nie behauptet worden. Gerade die Verschiedenheiten in der Richtung und Reihenfolge der zuerst auftretenden Zellwände im Embryo beweisen aber, dass diesem Faktor die Wichtigkeit nicht zukommt, die ihm theilweise beigelegt worden ist. Wichtig ist vielmehr die, sozusagen gröbere Differenzirung des Embryos in Stiel und Kapsel, und die Vorgänge innerhalb der letzteren: Wir sehen in beiden Reihen, Marchantienreihe (*Corsinia*), wie in der Jungermannienreihe (*Riella*, *Sphaerocarpus*, bezüglich *Anthoceros* s. u.) neben den Sporenmutterzellen zuerst sterile Zellen (Nährzellen) auftreten, die bei andern Formen dann als Elateren erscheinen. Der niederste Typus der Embryoentwicklung hat sich nur in der Marchantiaceenreihe (*Riccia*) erhalten: will man für beide Reihen eine gemeinsame Stammform construiren, so müsste man ihr einen Riccienembryo und einen *Pellia*-Thallus geben, warum man aber die Jungermannienreihe sich aus der Marchantienreihe hervorgegangen denken soll, wie LEITGEB will, sehe ich nicht ein. *Sphaerocarpus* wurde früher zu den Riccien gestellt. Die Aehnlichkeit des Zellenaufbaus des Embryos allein würde das Ausscheiden dieser Pflanze aus der Marchantienreihe und ihre Stellung in die Jungermannienreihe noch nicht rechtfertigen. *Targionia Michelii*, eine unzweifelhafte Marchantiee, z. B. besitzt wie *Sphaerocarpus* einen spindelförmigen Embryo, in welchem dementsprechend zunächst nur Querwände auftreten, entweder solche, welche die Längsachse des Embryos rechtwinkelig schneiden, oder solche, die schief zu ihr stehen. Ich habe Embryonen beobachtet, bei denen zuerst eine zur Längsachse rechtwinklige, dann eine schiefe Wand auftrat. Dieser setzte sich eine zweite entgegengesetzt geneigte an, also nach Art einer zweischneidigen Scheitelzelle. Dann aber trat wieder eine Längswand auf, welche die Quadrantenbildung im obern Theile des Embryos einleitete. Bei *Symphyogyna* dagegen zeigt nach LEITGEB der Embryo ein ähnliches Spitzenwachsthum wie bei den Laubmoosen (vergl. diese) und eine späte Differenzirung des Sporenraumes. Es sollen bei der Betrachtung der Laubmoosembryonen die Beziehungen derselben zu den Leber-

moosembryonen erörtert werden, hier mag nur darauf hingewiesen sein, dass, meiner Ansicht nach, auch bei diesen Beziehungen nicht der Aufbau des Zellgerüstes, sondern die in demselben eintretenden Differenzirungen (Columella der Laubmoose, hervorgegangen aus columellalosen Formen, vergl. *Archidium)* die Hauptrolle spielen.

Die Wirkung der Befruchtung äussert sich aber nicht allein an der Eizelle, sondern auch an den anderen Theilen des Archegoniums und dessen Umgebung. Der Archegoniumbauch folgt dem Wachsthum des Embryos und umhüllt denselben bis zur Reife, weshalb er in diesem Stadium als Calyptra bezeichnet wird. Der Kapselstiel der Jungermannien aber bohrt sich ziemlich tief in das Gewebe des Stämmchens ein. Bei der Reife wird dann durch die Streckung des Kapselstieles die Calyptra durchbrochen, und das Sporogonium tritt in's Freie, wo es ein nur sehr kurzes Dasein führt, es streut die Sporen aus und geht dann zu Grunde. Man findet deshalb im Freien viel seltener Lebermoos- als Laubmoossporogonien, letztere sind viel derbere und langlebige Bildungen, deren Form auch nach der Reife noch länger erhalten bleibt. In Menge kann man bei vielen Jungermannien die Sporogonien erhalten, wenn man im zeitigen Frühjahr Rasen derselben im Zimmer unter Glasglocken kultivirt.

Abweichend gestaltet sich die Sporogonentwicklung von *Anthoceros*. Hier haben die Sporogonien eine viel längere Entwicklungsdauer. Während sie an ihrer Spitze schon reife Sporen entlassen, dauert das interkalare Wachsthum an ihrer Basis fort, hier bilden sich, in gegen die Sporogonspitze hin fortschreitender Reihenfolge neue Sporen aus. Die Kapselwand ist chlorophyllhaltig und besitzt Spaltöffnungen, die allen anderen Lebermoossporogonien abgehen. Eine Differenzirung in Stiel und Kapsel findet hier nicht statt, und auch die Art und Weise des Aufspringens ist eine andere. Das Sporogon öffnet sich nämlich in zwei Klappen, und in seiner Mitte ist es durchzogen von einem Strange nicht zur Sporenbildung verwendeter Zellen, welcher bei der Reife als Säulchen zwischen den beiden Klappen steht und Columella heisst. In Deutschland findet man kaum jemals ausgewachsene *Anthoceros*-Sporogonien, ehe das interkalare Wachsthum an der Basis aufgehört hat, erfrieren dieselben, die Entwicklung der *Anthoceros*-Sporogonien findet nämlich im Herbste statt. — Man hat in dem oben erwähnten Entwicklungsgange vielfach eine Annäherung an die bei den »Gefässkryptogamen« stattfindenden Verhältnisse erblickt, bei welchen ja der dem Sporogon der Moose entsprechenden ungeschlechtlichen Generation eine noch viel längere Entwicklungsdauer zukommt. Die Aehnlichkeit beider Vorgänge ist aber immerhin eine ziemlich äusserliche und jedenfalls brechtigt sie nicht dazu — wie dies theilweise geschehen ist — die Anthoceroteen von den übrigen Lebermoosen abzutrennen, und als besondere Gruppe zwischen Muscineen und Gefässkryptogamen zu stellen. Vielmehr schliessen sich, wie LEITGEB nachgewiesen hat, die Anthoceroteen durch die Gattung *Notothylas* an die Jungermannien auch betreffs ihrer Embryoentwicklung an, in den übrigen Punkten besteht ja ohnedies im Wesentlichen Uebereinstimmung. — Die ersten Stadien der Embryoentwicklung von *Anthoceros* stimmen mit denjenigen der Jungermannien überein: der Embryo besteht aus 2—3 Stockwerken quadrantisch gelagerter Zellen. Aus dem untersten Stockwerk geht der Fuss hervor (ein Stiel wird, wie erwähnt, hier nicht gebildet) aus den beiden, resp. dem einen oberen, die Kapsel. Die Zellen dieser Stockwerke werden durch Periclinen in Innen- und Aussenzellen zerlegt (Fig. 12 D). Während nun aber bei den übrigen Lebermoosen die Aussenzellen zur Wand, die Innenzellen zum Archesporium werden, ist dies bei

Anthoceros nicht der Fall. Hier bilden vielmehr die Innenzellen den erwähnten Strang von sterilem Gewebe, die Columella, das Archesporium aber wird von den Aussenzellen durch weitere pericline Spaltung abgetrennt, und ist somit eine Zellschicht von Form einer nach unten, gegen den Fuss hin, offenen Glocke oder Kuppel, eine Form des Archesporiums, die unter den Laubmoosen bei *Sphagnum* und *Andreaea* wiederkehrt. Das weitere Wachsthum besteht nun in der Ausbildung der so angelegten Gewebe. Aus dem Archespor gehen aber nicht ausschliesslich nur Sporenmutterzellen hervor. Der weitaus grösste Theil der aus dem Archespor hervorgegangenen Zellen bleibt vielmehr steril. Sie bilden bei den einheimischen *Anthoceros*-Arten (*A. laevis* und *A. punctatus*) ein Netzwerk, in dessen Maschen die Sporenmutterzellen liegen, und das bei der Reife zerrissen wird. Bei ausländischen Arten sind die sterilen Zellen zu wirklichen Elateren differenzirt, die aus einer Zellreihe mit spiraligem Verdickungsbande der Zellmembran bestehen. Es gehen also auch bei den Anthoceroteen den Elateren der höheren Formen sterile, nicht zu Elateren differenzirte bei den niederen voraus. Bemerkenswerth sind die Schläuche, welche aus der Oberfläche des Sporogonienfusses auswachsend in das Thallusgewebe eindringen, sie wachsen hier fort und machen fast den Eindruck von Rhizoïden, mittelst deren das Sporogonium im Thallus festgewurzelt ist. Minder entwickelt finden sie sich auch bei anderen Lebermoosen.

Auch in der Gattung *Notothylas*[1]) giebt es Arten, die eine Columella besitzen, die der von *Anthoceros* gleichkommt, über die Entstehung derselben ist aber nichts bekannt, also ungewiss, ob sie wie bei *Anthoceros* mit dem Archespor und unabhängig von demselben angelegt wird, oder ob sie ein nachträgliches Differenzirungsprodukt im Sporenraum ist, also einen zusammenhängenden Complex steriler Zellen in demselben darstellt. Das letztere ist der Fall bei Kapseln, die neben den ersten bei allen *Notothylas*-Arten sich finden, und in denen die Columella zwar vorhanden ist, deren Zellen aber den übrigen sterilen Zellen des Kapselraumes gleichgebildet sind und sich leicht von einander trennen. Endlich giebt es Kapseln, bei welchen eine Columella auch in der Anlage nicht mehr vorhanden ist, vielmehr bilden die sterilen Zellen ein zusammenhängendes Kammerwerk. Der Sporenraum aber selbst wird in ganz ähnlicher Weise angelegt, wie bei den Jungermannien, geht also nicht wie bei *Anthoceros* aus einem kuppelförmigen Archespor hervor. Diese verschiedenen Formen der Sporogoniendifferenzirung sind unter sich nur graduell verschieden. Durch die letzte Stufe derselben ist aber unmittelbar der Anschluss an die Jungermannien hergestellt. Kommen doch auch bei diesen, wie oben erwähnt, mehrfach Formen vor, wo im Sporenraum neben den Sporenmutterzellen sterile, nicht zu Elateren ausgebildete Zellen (»Nährzellen«) sich finden. So bei *Corsinia* und den Rielleen, an welch letztere LEITGEB die Anthoceroteen denn auch zunächst anknüpft. —

Ueberblicken wir die in ihren Grundzügen mitgetheilte Embryoentwicklung der Lebermoose noch einmal, so können wir bezüglich der Differenzirung des Sporenraumes derselben mit LEITGEB vier Typen unterscheiden:

1. Das Sporogon differenzirt sich in eine Wandschicht und einen nur von Sporen erfüllten Raum: *Riccia*, *Oxymitra*.

2. Die Zellen des Innern sondern sich in fertile, sporenbildende, und steril bleibende, als »Nährzellen« der Sporen fungirende: *Corsinia*, *Riella*, *Notothylas*.

---

[1]) In Deutschland vertreten nur durch eine, sehr seltene Species, *N. fertilis*.

3. Die steril bleibenden Zellen des Innenraumes werden zu Elateren umgebildet (die meisten Lebermoose).

4. Die Achse der Kapsel durchzieht ein Zellstrang, die Columella, der von der sporenbildenden Schicht oben überwölbt ist: Anthoceroteen. (Bezügl. *Notothylas*, s. o.)

Ueber die Bildung der Sporen selbst ist wenig zu sagen, da sie, abgesehen von unwichtigen Einzelheiten, durchaus übereinstimmt mit der Art und Weise wie bei den andern Archegoniaten, den sogen. Gefässkryptogamen, die Sporen aus ihren Mutterzellen entstehen. Sie sind daher meist (nicht immer) »tetraëdrisch« angeordnet. Eigenthümlich sind die Vorgänge bei der Theilung der Sporenmutterzellen von *Anthoceros*, die erst STRASBURGER neuerdings[1]) aufgeklärt hat. Sie bieten ein interessantes Beispiel für den Satz, dass Kerntheilung und Zelltheilung zwei Vorgänge sind, die gewöhnlich neben einander herlaufen, dass aber nicht etwa der letztere, wie man früher mehrfach annahm, eine Folge des ersteren ist. In den Sporenmutterzellen von *Anthoceros* theilt sich nämlich zuerst das Plasma in vier Portionen, und der Zellkern bleibt in der Mitte desselben liegen. Erst später theilt auch er sich, und die Theilkerne wandern in die Plasmaportionen ein, die dann mit einer Membran sich umhüllend je zu einer Spore werden. — Wie gewöhnlich besteht die Hülle der Spore aus einem cuticularisirten, verschieden gezeichneten Exospor und einem Celluloseendospor. Bei manchen Marchantieen (namentlich *Grimaldia dichotoma*) ist das Exospor warzig oder blasig an einzelnen Stellen aufgetrieben, an dem einen Ende der abgeplatteten Sporen von *Grimaldia dichotoma* besitzt es einen Sack, der wie die Blasen des Endospors mit Luft gefüllt ist, und so einen Flugapparat darstellt, ganz ähnlich construirt dem, welchen die Pinusmikrosporen (»Pollenkörner«) besitzen. Das Exospor ist meist dunkel gefärbt, bei *G. dichotoma* z. B. tief braunroth, bei anderen ist es kaum als dunkeles Häutchen wahrnehmbar, wie z. B. bei *Pellia*, deren Sporen einen aus einer Anzahl von Zellen bestehenden Gewebekörper darstellen. Auch bei *Fegatella conica* ist dies der Fall, und diese Sporen enthalten auch Chlorophyll, was bei den andern nicht der Fall ist.

Keimung der Sporen. Aus der keimenden Spore gehen die Pflänzchen nicht direkt hervor, sondern zunächst ein einfach gebauter Vorkeim, an welchem dann seitlich, oder direkt seine Fortsetzung bildend, die Geschlechtsgeneration hervorsprosst. Dieselbe ist im letzterwähnten Falle nicht scharf vom Vorkeim abgesetzt, wie dies bei den Laubmoosen der Fall ist. — Bei *Aneura* z. B. geht aus der keimenden Spore ein Schlauch hervor, der sich durch Querwände fächert. Sind einige derselben gebildet, so tritt in der Endzelle eine zur Längsachse des Fadens geneigte Wand auf, der sich eine zweite, entgegengesetzt geneigte aufsetzt. Damit ist die Scheitelzelle, welche der erwähnten *Aneura*-Pflanze eigen ist, gebildet. — Die Sporen von *Pellia* legen die ersten Keimungsstadien schon innerhalb des Sporogons zurück, und erscheinen, wie oben erwähnt, bei der Reife des letzteren als ellipsoïdische, grüne Zellkörper. Am einen Ende derselben befindet sich eine hellere Zelle, die zum ersten Rhizoid auswächst, während die Entwicklung des Pflänzchens am andern Ende des aus der Spore hervorgegangenen Zellkörpers eintritt. — Aehnlich verläuft die Keimung der beblätterten Jungermannieen *Radula* und *Frullania*. Die Sporen sind hier wie gewöhnlich bei der Reife, einzellig. Es geht bei der Keimung aus denselben

---

1) Ueber Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl.

eine kuchenförmige Zellfläche, der Vorkeim, hervor, und aus einer Zelle am Rande dieses Vorkeims bildet sich die Anlage des beblätterten Pflänzchens[1]). Allein auch die übrigen foliosen Jungermannien gehen aus thallosen Vorkeimen hervor. Bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus* wachsen die mit einem feinkörnigen Exospor versehenen Sporen zu einem Schlauche aus, der durch Quertheilungen zu einer Zellreihe wird. An dem so gebildeten Zellfaden sind die Stücke des Exospors an einer Endzelle oder einem Fadenglied zu erkennen. Die Sprossanlage bildet sich in der Endzelle des (— zuweilen auch verzweigten —) Zellfadens. Es tritt in derselben eine gegen die Fadenachse geneigte Wand auf, wodurch die Bildung der (bei den foliosen Lebermoosen dreiseitig-pyramidalen) Scheitelzelle eingeleitet ist. Sehr beachtenswerth sind die Vorgänge der Blattbildung an der Keimpflanze: es treten nämlich zunächst nur die beiden seitlichen Blattreihen auf, erst später werden dann auch Unterblätter, Amphigastrien gebildet. Aber auch die seitlichen Blätter nehmen erst allmählich ihre definitive Form an, die ersten treten als kurze Zellreihen auf, die späteren gewinnen allmählich die Blattform der erwachsenen Pflanze. Diese Thatsachen führen LEITGEB zu der Ansicht, dass jene Papillen, die an den Keimpflanzen zuerst an Stelle der Blätter auftreten, Gebilde seien, die phylogenetisch älter sind, als die Blätter, die letzteren haben sich aus den ersteren entwickelt; ähnliche Gebilde kommen ja auch bei thallosen Formen vor, so die regelmässig gestellten Keulenpapillen von *Metzgeria* und *Aneura pinnatifida*. Wenn die Keimpflänzchen von *Alicularia* z. B. die Blattbildung beginnen, so entstehen aus den ventralen Segmenten zuerst mehrmals hintereinander nur »Primordialpapillen« und erst bei später folgenden Segmenten wird dann die Papille durch Theilungen ihrer Tragzelle auf die Spitze eines Schüppchens gehoben. In analoger Weise kann man sich auch die »phylogenetische« Entwicklung des Lebermoosblattes vorstellen. Und wir haben oben gesehen, dass bei *Fossombronia* gelegentlich auf der Unterseite blattartige Schüppchen auftreten, die ganz auf dieselbe Weise zu Stande kommen, wie es eben als eine phylogenetische Möglichkeit für die Jungermannienblätter überhaupt hingestellt wurde. So viel ist jedenfalls anzunehmen, dass die foliosen Formen sich aus thallosen heraus entwickelt haben, und dass diese Entwicklung in verschiedenen Formenkreisen neben einander stattgefunden hat, wie sich dies ergiebt, wenn man die Blattbildung von *Blasia, Fossombronia, Haplomitrium* und den foliosen Jungermannieen vergleicht.

Die Keimung der Marchantieen[2]) weist einige Eigenthümlichkeiten auf, die noch besonderer Erwähnung verdienen. Bei der typischen Form derselben bildet sich aus der Spore ein dem Lichte entgegenwachsender Keimschlauch, der an seiner Spitze anschwillt, und, sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes verbreiternd, eine Keimscheibe bildet, deren Entstehung dadurch eingeleitet wird, dass die Endzelle des Keimschlauches in Octanten zerfällt. Aus Zellen des Randes der Scheibe bildet sich das Pflänzchen, welches durch Vertrocknen und Collabiren des Keimschlauches auf die Erde zu liegen kommt. — Bei Lichtabschluss keimen die Sporen überhaupt nicht, und die Länge des Keimschlauches

[1]) Man vergl. das oben über die Brutknospenbildung von *Radula* Gesagte.

[2]) Vergl. FELLNER, Keimung der Sporen von *Riccia glauca*, Jahresb. des akad.-naturw. Vereins in Graz 1875., HANSEL, Ueber die Keimung der *Preissia commutata* LXXIII Bd. der Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. I. Abth. 1876; LEITGEB, Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte, ibid. Bd. LXXIV.

hängt ab von der Lichtintensität: je schwächer dieselbe ist, desto länger wird der Keimschlauch. Die Keimscheibe bildet sich nur bei einer Lichtintensität, die höher ist, als die zur Bildung des Keimschlauches erforderliche. Die Keimschläuche wachsen in diesem Fall zu bedeutender Länge heran, und gehen dann zu Grunde. Die Keimscheibe selbst zeigt noch keine Dorsiventralität, wie der aus ihr hervorgehende Thallus, sie verhalten sich also ganz, wie die Marchantiabrutknospen, indem ihre beiden Seiten befähigt sind, zur Pflanze auszuwachsen. Auch hier ist es das Licht, welches bestimmt, welche Seite zur Oberseite (Rückenseite) des Pflänzchens wird. — Diese zeigt aber am Keimpflänzchen noch nicht jenen complicirten Bau, wie bei der erwachsenen Pflanze, sie besitzt keine Epidermis und keine Athemöffnungen. In diesem Stadium besitzt das Pflänzchen auch noch eine »zweischneidige« Scheitelzelle, erst später tritt die Zellenanordnung am Scheitel ein, wie sie der Pflanze im erwachsenen Zustande eigen ist. Und auch die Schuppen auf der Unterseite mangeln zuerst, statt ihrer finden wir keulenartige, ein- oder mehrzellige Papillen. Mit andern Worten, ein Keimpflänzchen einer Marchantiee verhält sich im Wesentlichen wie eine thallose Jungermanniee, ihre »Ontogenie« stimmt mit ihrer »Phylogenie« überein.

Symbiotische Erscheinungen bei den Lebermoosen. Als Symbiose hat de Bary die eigenthümliche Erscheinung des Zusammenlebens verschiedener Organismen bezeichnet; einige der auffallendsten Beispiele finden sich bei den Lebermoosen. Es dringen Algen, aus der Gruppe der Phycochromaceen in Höhlungen des Thallus ein, und verändern denselben durch ihre Anwesenheit in bestimmter Weise. So bei *Anthoceros*. Auf der Unterseite des Thallus dieser Pflanzen finden sich, wie oben geschildert wurde, mit Schleim erfüllte Intercellularräume, die in einer Spalte nach aussen münden. In diesen Schleimhöhlen siedeln sich ganz regelmässig Nostoccolonieen[1]) an. Und zwar erfolgt die Einwanderung schon an ganz jungen Organen. Ein beweglicher Nostocfaden (ein Hormogonium) dringt durch die Schleimspalte ein, und wächst dann in der Schleimhöhle zu einer Nostoccolonie heran. Diese übt nun auf die Schleimhöhle eine eigenthümliche Wirkung aus. Ist nämlich die Infection mit Nostoc erfolgt, so wird die Spalte geschlossen. In dem Maasse nun, als Nostoc sich vermehrt, wachsen die Wandzellen der Schleimhöhle zu Schläuchen aus, die sich verzweigend und theilend, endlich unter sich, und mit den zwischen ihnen befindlichen Einwanderern in so innige Berührung treten, dass es den Anschein hat, als ob ein echtes Parenchymgewebe vorhanden sei, in dessen Intercelluarräumen Nostoc angesiedelt wäre (Leitgeb, V. pag. 16). Früher (Hofmeister, vgl. Unters. hat man diese Nostoccolonieen theilweise für Brutknospen des *Anthoceros*-Thallus gehalten. Irgend welchen Schaden wird den *Anthoceros*-Pflanzen durch die Anwesenheit des Nostoc kaum zugefügt, im Gegentheil scheint die Anwesenheit dieser Gallertalge sogar von Vortheil für den Thallus zu sein. Meiner Ansicht nach spielen nämlich die Nostoccolonieen hier dieselbe Rolle, wie die Schleimzellen die ich im Thallus der Marchantieen nachgewiesen habe, nämlich die, dem Thallus gewissermaassen als Feuchtigkeitsreservoirs zu dienen.

Ganz ähnliche Colonieen kommen bei *Blasia* vor. Auf der Unterseite des Thallus finden sich hier schon mit blossem Auge erkennbare dunkelgrüne, da

---

1) Vergl. Janczewski, Zur parasit. Lebensweise der Nostoc lichenoides. Bot. Zeit. 1872 ... Leitgeb, Die Nostoccolonieen im Thallus der Anthoceroteen (LXXVII. Bd. der Sitzb. der k. Ak. d. Wissensch., I. Abth. 1878).

gewölbte Körper. Dies sind Nostoccolonieen, die sich in besonderen Organen der *Blasia,* nämlich in den sogenannten Blattohren angesiedelt haben. Diese Blattohren finden sich da, wo der stengelähnliche Theil des Thallus in die freie Blattfläche übergeht, einzeln oder zu zweien. Sie erscheinen in nicht inficirtem Zustande als eiförmige Körper, mit einem nach aussen mündenden, und Schleim führenden Hohlraum. Erfolgt keine Einwanderung von Nostoc, so stirbt das Blattohr ab; allein dies tritt nicht häufig ein, da Nostoc an den feuchten Lokalitäten, wo auch *Blasia* wächst, stets anzutreffen ist. Eine Folge der Nostoceinwanderung ist die Vergrösserung des Blattohres, welche gleichen Schritt hält, mit der der Nostoccolonie. Diese ist im Innern des Blattohres fixirt durch einen später vielfach verzweigten Schlauch, welcher aus der Innenseite des Blattohres in die Nostoccolonie hinein wächst, also ganz ähnlich wie bei *Anthoceros,* nur dass bei *Blasia* die sämmtlichen in die Nostoccolonie eindringenden Faden Verzweigungen eines Schlauches sind, was bei *Anthoceros* nicht der Fall ist. Auch bei höheren Pflanzen finden sich derartige Fälle. (vergl. pag. 257 des I. Bd. dieses Handbuches). — Auch in *Riccia*-Species soll eine Chroococcaceengattung[1]) in ähnlicher Weise leben, wie Nostoc in *Anthoceros,* dieser Fall bedarf indess noch genauerer Untersuchung.

Die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Gruppen, die oben vergleichend behandelt wurden, mögen hier zum Schlusse nochmals kurz charakterisirt werden.

Systematische Uebersicht. Es mögen hier die Marchantiaceen vorangestellt werden, obwohl sie bezüglich ihres Thallusaufbaues eine höhere Stufe einnehmen, als die thallosen Jungermannien, weil sich die an die letzteren unmittelbar die Anthoceroteen anschliessen, die dann wieder bezüglich ihres Sporogonentwicklung den höchsten Platz einnehmen nnd so besser den Schluss der Lebermoose bilden.

1. Marchantiaceenreihe.

Sie wird gebildet von den Riccieen (Gattungen, *Riccia, Ricciocarpus* — so nennt Leitgeb nach Corda die früher als *R. natans* zur Gattung *Riccia* gebrachte Form — und *Oxymitra)* und den Marchantieen (deren Einteilung s. u.) beide Abtheilungen werden verknüpft durch die Corsinieen *(Corsinia, Boschia).*

A. Riccieen. Unsere einheimischen Formen besitzen einen kleinen (am stattlichsten wol bei *R. Bischoffii* entwickelten) dem Boden angedrückten, dichotom verzweigten Thallus. Sie werden meist durch die Winterkälte getödtet, sind also bei uns einjährig. Schon in Nord-Italien ist die Verbreitung eine viel reichere, und dort perenniren sie auch. Auf der Rückenseite des Thallus findet sich eine Lufthöhlenschicht, die Höhlen sind entweder überdacht, *(R. fluitans)* oder münden in ihrer ganzen Weite nach aussen. Bei *Ricciocarpus* und *Oxymitra* wird die Oeffnung in der Decke der Lufthöhlen (die Epidermis) von einer Spaltöffnung gebildet. Auf der Unterseite des Thallus eine Reihe später zerreissender, schuppenförmiger Lamellen, bei *Ricciocarpus* sind sie zahlreicher und im fertigen Zustand ordnungslos gestellt. Die Geschlechtsorgane zerstreut auf der Rückenseite gewöhnlicher Sprosse, nur bei *Ricciocarpus* die Antheridien in Gruppen vereinigt. Der Embryo wird in seiner Totalität zur Kapsel, das Sporogon besitzt also keinen Fuss und keinen Stiel. Im Sporenraum finden sich weder sterile Zellen noch Elateren.

---

[1]) Vergl. Reinsch, Contributiones ad floram Algarum aquae dulcis promontorii bonae spei (Linn. Soc. Journ. Bot. vol. XVI).

2. Corsinieen (keine einheimische Gattung); in ihrem Habitus den Marchantien ähnlich *(Corsinia marchantioïdes)*, Ventralschuppen bei *Corsinia* wie bei *Ricciocarpus*, bei *Boschia* wie bei den Marchantieen (s. d). Die Geschlechtsorgane sind hier in Gruppen vereinigt, die in Vertiefungen der Thallusrückenseite stehen. Die Sporogonien besitzen einen Stiel, und innerhalb des Sporenraumes sterile Zellen, die bei *Boschia* zu Elateren ausgebildet sind. Die Wandzellen des Sporogons besitzen hier auch schon, was bei keiner Riccie der Fall ist, halbringförmige Verdickungen. Auch der Thallusbau stimmt mit dem der Marchantieen überein: es finden sich schön entwickelte Spaltöffnungen und mit (aus confervenähnlichen Zellen bestehendem) Assimilationsgewebe ausgefüllte Lufthöhlen. Die Stellung und Bildung der Archegonienstände, ihre Versenkung in grubenförmige Vertiefungen, die Bildung eines Haarrasens am Boden der letzteren und die Entwicklung einer Hülle[1]) nach der Befruchtung knüpfen die Gattung resp. die durch LEITGEB's Untersuchungen bekannt gewordene *Boschia Weddelii* an *Corsinia* an.

3. Marchantieen (im engern Sinne). Thallus wie bei den vorhergehenden Abtheilungen flach, mehrschichtig, gabelig verzweigt. Seine Rückenseite trägt eine Lufthöhlenschicht, deren Höhlen oder Kammern bei den höhern Formen *Preissia, Marchantia* etc.) ausgefüllt sind mit Assimilationsgewebe, das confervenartig aus dem Boden der Kammern hervorsprosst (vergl. *Boschia)*. Die Lufthöhlen münden nach aussen durch die Athem- oder Spaltöffnungen, die in zweierlei Ausbildung vorkommen; entweder einfach oder tonnenförmig aus mehreren übereinander gelagerten Zellringen bestehen (s. o). Die Spaltöffnungen stehen bei *Marchantia*, *Preissia* etc. in der Mitte rhomboïdischer Felder: die Grenzen derselben sind die Seitenwände der Luftkammern. Im Leitungsgewebe finden sich Schleimorgane, besonders entwickelt bei *Fegatella*, und Faserzellen bei *Preissia*. Die Bauchseite trägt zwei Reihen von röthlich oder bläulich gefärbten Lamellen (Ventralschuppen), deren vorderste sich über den Vegetationspunkt herlegen. Sehr charakteristisch ist die Bildung der Infloreszenzen, die bei den niedersten Formen ihrer Anlage nach noch mit den Archegonienständen von *Corsinia* übereinstimmen, bei den höheren aber sich als Verzweigungssysteme darstellen. LEITGEB hat die Marchantieen in folgende Gruppen getheilt:

a) *Astroporae (Clevea, Sauteria, Peltolepis;* auch *Plagiochasma*-Arten. Der Name dieser Gruppe ist der durch die starken Verdickungen der Radialwände der Athemöffnungsrandzellen bedingten Sternform der Athemöffnungen entnommen. Die Archegonstände werden noch angelegt, wie bei *Corsinia*, die Archegonien werden aber auf eine durch Wucherung des Blütenbodens entstandene Scheibe emporgehoben.

b) *Operculatae (Plagiochasma, Rebouilia, Grimaldia, Duvalia, Fimbriaria.* Der obere Theil der Kapselwand springt theils in einem Stücke ab, theils zerfällt er in unregelmässige Platten, in beiden Fällen bleibt der untere Theil als Urne stehen. Das Receptaculum, auf dem die Archegonien inserirt sind, steht am Ende einer Sprossachse. Der Träger desselben kann nicht mehr als rein dorsale Bildung auf dem Thallus (wie bei der vorhergehenden Unterabtheilung) angesehen werden, sondern ist als Fortsetzung des Sprosses zu bezeichnen. Die Archegonien stehen einzeln am Receptaculum und der Träger hat typisch nur eine Wurzelrinne.

[1]) Diese ist schon vor der Befruchtung als kurze Schuppe am Hinterrande der Archegoniengruppe entstanden und wächst dann nach der Befruchtung bedeutend heran

c) Targionien *(Targionia, Cyathodium)*. Die Archegonien stehen auf dem verbreiterten Scheitel eines gewöhnlichen Sprosses, der aber damit sein Wachsthum abschliesst, in akropetaler Reihenfolge. Das Sporogonium steht in einer muschelförmigen Hülle.

d) Compositen *(Fegatella (?) Lunularia, Dumortiera, Preissia, Marchantia)*. Die »Inflorescenzen« sind gebildet von Verzweigungssystemen, deren Zweige strahlig angeordnet und fertil geworden sind. Hinter jedem Scheitel steht eine Archegoniengruppe, mit Ausnahme von *Fegatella*, bei welcher die Archegonien einzeln stehen, und deren Zugehörigkeit zu dieser Gruppe nicht ganz sicher ist.

II. Jungermanniaceenreihe.

A. Jungermannieen (im engern Sinn). Von thallosen Formen finden sich Uebergänge zu foliosen, typisch einreihig beblätterten. Das Sporogonium ist in Kapsel, Stiel und Fuss differenzirt, die Kapsel springt in vier Klappen auf.

1. Anakrogyne: Der Scheitel wird zur Archegonbildung nicht verwendet. Hierher alle thallosen Formen, (mit Einschluss von *Blasia und Fossombronia)* und *Haplomitrium Hookeri*.

   a) Anelatereen *(Riella, Sphaerocarpus)*. Kapsel ohne Elateren, aber mit sterilen, den Elateren »morphologisch entsprechenden« Zellen. Das Vorhandensein dieser sterilen Zellen bildete den Grund, aus dem die hierher gehörigen Gattungen früher zu den Riccieen gestellt wurden. Ohne Zweifel nehmen sie in Bezug auf ihre Kapselausbildung die niederste Stufe unter den Jungermannieen ein und es erscheint deshalb einfacher, sie als besondere Unterabtheilung derselben aufzustellen. *Riella* nimmt so wie so eine Sonderstellung ein.

   b) Elatereen.

      α) Thallose Formen (Aneureen, Metzgerieen, Haplolaeneen, Diplomitrieen, Codonieen.

      β) Foliose — *Haplomitrium Hookeri*.

2. Akrogyne. Der Scheitel selbst wird zur Archegonienbildung verwendet, — sämmtliche foliose Formen mit Ausnahme von *Haplomitrium*.

B. Anthoceroteen. Thallose Formen ohne Blatt- oder Ventralschuppenbildung. Die Archegonien sind gleich bei ihrer Anlage ins Thallusgewebe versenkt, die Antheridien stehen in geschlossenen Höhlungen. Charakteristisch ist die Ausbildung des Sporogoniums; es zeigt keinen Unterschied von Stiel und Kapsel, sondern es ist schotenförmig, und steckt mit einem angeschwollenen Fusse im Thallus. Bei der Reife öffnet es sich mit zwei Klappen, zwischen denen dann die Columella sichtbar wird. Diese wird gleichzeitig mit dem Archespor angelegt, welches die Form einer kuppelförmigen Zellschicht hat. Doch vermittelt *Notothylas* den Uebergang zu der ersten Abtheilung der Jungermannieenreihe. Hervorzuheben ist namentlich das lange andauernde interkalare Wachsthum der Sporogonien: während oben reife Sporen entleert werden, bilden sich unten neue.

II. Die Laubmoose.

Allgemeine Literatur: SCHIMPER, Récherches anatomiques et physiol. sur les mousses. Mem. de la société d'histoire nat. de Strassbourg IV. id. Synopsis muscorum europaeorum. ed. II. 1876., id. Versuch einer Entwickelungsgechichte der Torfmoose 1858. BRUCH, SCHIMPER und GÜMBEL Bryologia europaea 1836—1856. NAEGELI, Zeitschrift für wiss. Bot. II. Heft. HOFMEISTER vergl. Untersuchungen 1851, und Berichtigungen mit Zusätzen dazu in PRINGSH. Jahrb. III. Bd. KIENITZ-GERLOF, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel und d. Embryoentwicklung einiger Polypodiaceen. Botan. Zeit. 1878. LORENTZ, Moosstudien, Leipzig 1864 NAEGELI. Pflanzenphysiolog. Untersuchungen, I. Zürich 1855. SACHS, Lehrbuch der Botanik I—IV. Aufl. (Kritische Bearbeitung der ganzen Gruppe nebst den Resultaten eigener Untersuchung.

Die Laubmoose.

Eine ganz andere Rolle als die Lebermoose spielen die Laubmoose in dem Gesammtbild der Pflanzendecke der Erde. Sind jene wenig hervortretende, und nur selten wie z. B. einige Marchantieen (*Fegatella* u. a.) grössere Strecken überziehende Bestandtheile der Vegetation, so treten die Laubmoose vielfach als die Hauptfactoren gewisser Vegetationsbilder auf, deren Charakter sie bestimmen. Sehen wir auch ab von den nordischen Tundren, so bieten uns unsere heimischen Torfmoore, deren Charakter bestimmt wird durch die unten zu schildernden Torfmoose, ein Beispiel für das eben Gesagte, und die Moosdecke unserer Wälder bildet vielfach, wenn wir so sagen dürfen, einen »Wald im Walde«, eine ausgedehnte Vegetation von eigenartigen Charakter. Dazu kommt, dass die Moose bezüglich ihres Vorkommens nicht in so verhältnissmässig enge Grenzen beschränkt sind, wie die Lebermoose. Wir haben bei den letzteren betont, dass sie, der Hauptsache nach nur an nicht zu trockenen Standorten gedeihen, am meisten aber die feuchte Wald- und Gebirgsluft lieben, oder in der Ebene wenigstens geschützte Standorte auf Lehmboden aufsuchen (*Riccia, Anthoceros*), während nur wenige wie z. B. *Grimaldia barbifrons* auch auf sonnigen und ziemlich trockenen Lokalitäten wachsen (so z. B. auf dem bekannten Standort bei Schriesheim a. d. Bergstr.) Die Laubmoose dagegen haben einen fast ubiquitären Charakter, man wird in unserer Heimat fast nirgends vergebens nach denselben suchen. Eine Anzahl derselben wächst im Wasser, in Flüssen, Quellen (*Fontinalis* etc.), Teichen, Sümpfen, (*Hypnum*-Arten u. a.), andere auf den exponirtesten Felsen (*Grimmia* und *Andreaea*-Arten), auf Dächern, Feldern, an Bäumen, kurz an fast allen möglichen Orten entwickelt sich unter günstigen Umständen eine reiche Moosvegetation. Am üppigsten freilich gedeihen auch die Laubmoose an feuchten Standorten, in Wald und Gebirg, wo manche Arten bis an die Schneegrenze hinaufgehen und auch die an gewöhnlich trockenen Lokalitäten vorkommenden sind zu ihrer Vegetation auf das periodische Vorhandensein von Feuchtigkeit angewiesen, sie besitzen aber in hohem Grade die Fähigkeit, auszutrocknen, und dann bei Benetzung ihre Vegetation ungestört wieder aufzunehmen, eine Eigenthümlichkeit, die übrigens in mehr als einer Beziehung noch eine genauere Untersuchung verdient. Jedenfalls müssen wir annehmen, dass die Wasseraufnahme auch durch die Blätter geschehen kann, was bei höheren Gewächsen nur in äusserst beschränktem Masse der Fall ist. Nur wenige Moose kommen übrigens auf allen Substraten fort. So *Hypnum cupressiforme*, *Ceratodon*, *Barbula muralis*. Von den andern wachsen die einen vorzugsweise auf organischen Substraten wie *Buxbaumia indusiata* auf vermodernden Stämmen, *Splachnum* auf alten Kuhfladen

oder auf humosem feuchten Boden; *Orthotrichum* und *Neckera*-Arten u. a. auf festen Baumrinden, *Phascum* auf gedüngtem Ackerboden, eine grosse Zahl auf Gestein wie die oben erwähnten *Grimmia*- und *Andreaea*-Arten. Nach der chemischen Beschaffenheit des Substrates ist zu unterscheiden zwischen kalkbewohnenden und kalkfliehenden. Zu ersteren gehören z. B. *Seligeria*- und *Gymnostomum*-Arten, einige *Hypna* u. a., zu letzteren die *Andreaea*- und *Dicranum*-Arten etc. Auf sandigem Boden gedeihen *Polytrichum piliferum, Thuidium abietinum* etc., auf Lehmboden *Ephemerum, Barbula*-Arten, *Fissidens taxifolius* u. a., auf humosen Boden wie erwähnt *Phascum, Pottia truncata* etc. Viele andere ziehen Heideboden, andere wie *Archidium phascoides*, Schlammboden vor, wie des Näheren in der Einleitung zu SCHIMPERS Synopsis, auf die wir hiermit verweisen, ausgeführt ist. — Ermöglicht wird die weite Verbreitung der Laubmoose durch ihre ungemein reiche Reproductionsfähigkeit. Nicht nur ist die Bildung von Sporen bei den meisten Arten eine massenhafte, sondern es kommt dazu noch eine sehr mannigfaltige Production von ungeschlechtlichen Verbreitungsmitteln, Brutknospen u. a.

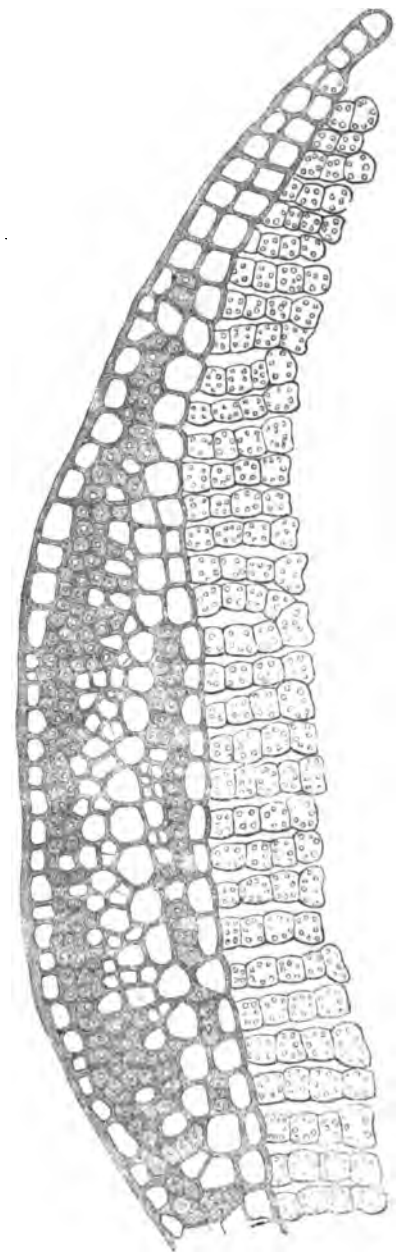
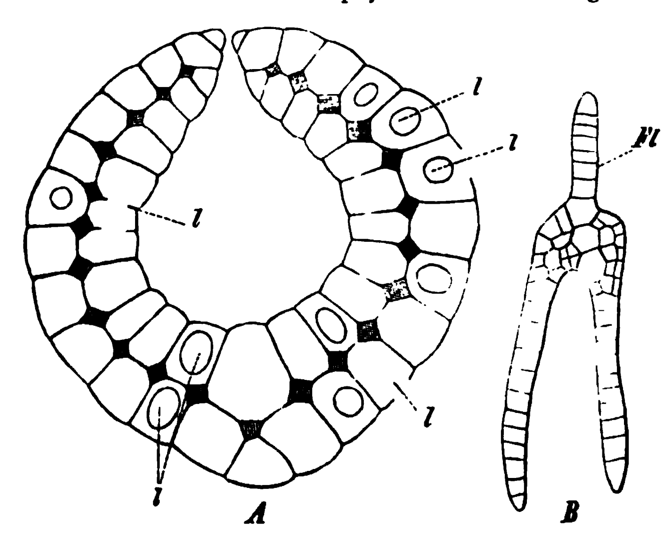


Fig. 13. (B. 229.) Querschnitt eines Blattes von *Polytrichum commune*.

Die ungeschlechtliche wie die geschlechtliche Generation besitzen einen höheren Grad der Ausbildung als bei den Lebermoosen. Was zunächst die geschlechtliche Generation, die eigentliche Moospflanze betrifft, so schwankt deren Habitus freilich in sehr weiten Grenzen. Während das Stämmchen von *Ephemerum*, einigen *Phascum*-Arten u. a. in Form eines kleinen, oft kaum mit blossem Auge wahrnehmbaren Knöspchens erscheint, giebt es Arten von mehreren Fuss Länge, so *Sphagnum, Fontinalis* und die tropische Gattung *Spiridens*. Ueberall aber ist hier wirklich ein beblättertes Stämmchen vorhanden, thallose Formen, wie sie den Anfang der Lebermoosreihe bilden, finden sich hier nirgends.

Die Blätter sind einfach, immer klein, entweder in ihrer ganzen Ausdehnung einschichtig, oder von einem mehrschichtigen Mittelnerven durchzogen. Die Structur des Blattes, deren Einzelnheiten für die Bestimmung wichtig sind, ist also eine sehr einfache, und nur einige Arten machen eine Ausnahme. So vor Allem *Sphagnum*, dessen Eigenthümlichkeiten aber unten im Zu-

sammenhang geschildert werden sollen. Was zunächst den Bau des Blattnerven der übrigen Laubmoose betrifft, so setzt sich derselbe zusammen aus sklerotischen und nicht sklerotischen Elementen. Die letzteren bilden entweder eine Lage auf der Aussenseite des Blattes, oder es kommt zu derselben noch eine zweite Lage auf der Innenseite, und die beiden Lagen von faserähnlichen, verdickten, mit engem Lumen versehenen Zellen schliessen dann eine Gruppe nicht sklerotischer Zellen ein. Dieselben bestehen, wie Fig. 13 zeigt, aus engeren und weiteren Elementen. Die Function dieser Zellen, vor Allem der engeren, dürfte die sein, dem Stamme organische im Blatte gebildete Substanz zuzuführen, es ist in denselben Stärke, Fett etc. nachzuweisen. Auch stehen diese Zellen, wie Fig. 13 zeigt, in Verbindung mit denjenigen, welche unmittelbar an das bei *Polytrichum* eigenthümlich ausgebildete Assimilationsgewebe angrenzen. Der Mittelnerv nimmt hier den grössten Theil des Blattes ein. Das Assimilationsgewebe ist hier eigenthümlich ausgebildet. Aus der Blattoberfläche entspringen nämlich Lamellen, welche in der Längsrichtung des Blattes' verlaufen und Chlorophyll in ihren Zellen führen (Fig. 13). Bei *Barbula aloïdes* sind es einzelne Zellreihen, welche in derselben Weise aus der Blattoberfläche entspringen. Es erinnern diese Fälle an die Form und Entstehung des Assimilationsgewebes mancher Marchantieen (z. B. *Marchantia polymorpha)*, wo aus den Gruben in der Thallusoberfläche ähnliche Gebilde entspringen. — Die von SCHIMPER erwähnten Auswüchse auf den Blättern von *Pottia cavifolia* etc., die mit schleimiger Substanz gefüllt sind, sind noch näher zu untersuchen. Eigenartig ausgebildet sind die Blätter ferner bei *Leucobryum glaucum*, von dem Fig. 14 A einen Querschnitt giebt. Das erwachsene Blatt ist hier dreischichtig, wenigstens an bestimmten Stellen. Die kleinen schraffirten Zellen sind hier die chlorophyllführenden. Die grossen, zwischen denen sie liegen, sind ganz plasmaleer. Sie zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Membranen grosse Löcher haben (l, Fig. 14), durch Resorption kreisförmiger Membranstellen entstanden. Das Lumen der einzelnen Zellen communicirt durch diese Löcher miteinander, und die farblosen Zellen bilden so ein System von Capillaren, welches Wasser aufnimmt und festhält. Der Leucobryumrasen ist in Folge dessen wie ein Schwamm, und erinnert dadurch an den unten zu schildernden Bau der *Sphagna*. Sind die farblosen Zellen mit Luft statt mit Wasser erfüllt, so tritt die grüne Farbe des Assimilationsgewebes kaum hervor (daher der Name *Leucobryum*).



(B. 280.) Fig. 14.

A Querschnitt eines Blattes von *Leucobryum glaucum*, l Löcher in den Zellmembranen, B Querschnitt eines jungen Blattes von *Fissidens taxifolius*, Fl Flügel. B nach LORENTZ, A nach der Natur.

während dieselbe bei Benetzung wieder auffälliger wird. Auch *Fissidens* ist hier noch zu erwähnen. Das Blatt (vergl. Fig. 13 B, den Durchschnitt eines jungen Blattes von *Fissidens taxifolius)* stimmt hier in seiner Entwicklung mit den andern Moosblättern überein. Auf der Unterseite des Blattnerven bildet sich aber ein flügelartiger Auswuchs (Fl, Fig. 14, 3), welcher später so gross wird, dass er scheinbar das eigentliche Blatt darstellt, während das letztere als Scheidentheil des Flügels erscheint. Die untern (ersten) Blätter des Stämmchens und der Aeste besitzen übrigens diese Eigenthümlichkeit noch nicht sondern sind ebenso gestaltet wie die gewöhnlichen andern Laubmoosblätter, also ohne flügelartigen Anhang, ja die untersten Stammblätter haben noch nicht einmal einen Mittelnerven, stimmen also in ihrem Bau mit den einfachst organisirten Moosblättern überein.

Die Erscheinung, dass die ersten, untersten Blätter am Stämmchen einfacher gebaut sind, als die folgenden, ist auch sonst nicht selten (bez. *Sphagnum* s. u.). Die später erscheinenden Blätter aber pflegen an Form und Grösse mit einander übereinzustimmen.

Kleine Grössenunterschiede, die aber oft kaum hervortreten, finden sich insofern, als die im Frühjahr gebildeten Blätter in der Regel die kleinsten sind, während die Blattgrösse gegen den Sommer hin zunimmt, um im Herbst ihr Maximum zu erreichen, — so namentlich bei älteren Exemplaren von *Leucobryum glaucum*[1]) — ein Verhalten also, das gerade entgegengesetzt ist demjenigen der höheren Gewächse, welche gegen den Herbst hin kleinere Blätter und Verkümmerungsformen derselben, sogen. Niederblätter[2]) bilden. Solche Niederblätter, — Hemmungsbildungen von Laubblättern — finden sich bei den Laubmoosen an den in den Boden eindringenden Ausläufern von *Mnium undulatum, Thamnium alopecurum, Climacium dendroides* u. a. und ähnliche einfache Bildungen sind vielfach die untersten Blätter der Stämmchen, die einfacher gebaut zu sein pflegen, als die meisten oben stehenden, namentlich hinsichtlich ihres Mittelnerven. — Dagegen giebt es allerdings einige tropische Laubmoosgattungen, welche in ähnlicher Weise wie die foliosen Jungermannien, Grössenunterschiede der Blätter eines und desselben Stämmchens zeigen, wobei aber, z. B. bei *Hypopterygium* und *Cyathophorum* (nach Abbildungen zu urtheilen), die auf der Oberseite (der Lichtseite) stehenden Blätter die kleineren sind, also ähnlich wie bei *Selaginella* und manchen Coniferen (z. B. *Abies canadensis).* Die Function der Blätter wird in vielen Fällen unterstützt dadurch, dass Oberflächenzellen des Stämmchens zu gegliederten Zellfäden auswachsen, deren Protoplasma Chlorophyll bildet. Nicht selten entwickeln sich diese Auswüchse statt zu Zellfäden zu kleinen, unregelmässig zertheilten Zellflächen, die aus langgestreckten Zellen zusammengesetzt sind, den sogen. Paraphyllien (Beispiel: *Hypnum splendens).*

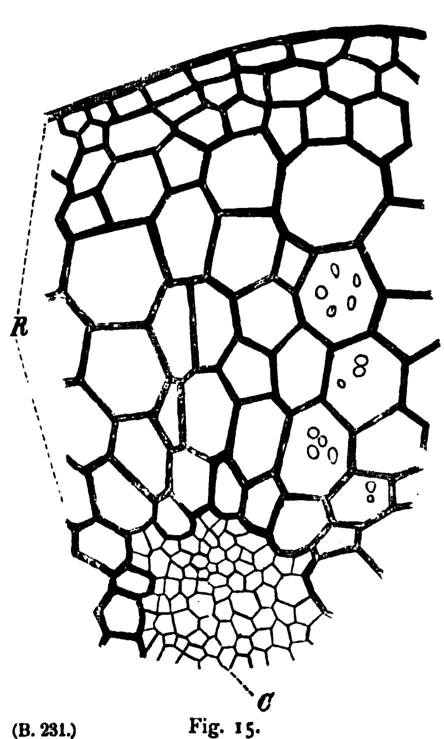
Das Stämmchen der Moose ist durch seine geringe aber gleichmässige Dicke, die meist die eines dicken Fadens nicht übersteigt, und rundlichen oder eckigen (*Polytrichum*-Arten) Querschnitt ausgezeichnet. Bei dieser Zartheit ist die derbe, feste und zähe Beschaffenheit, ähnlichen Bildungen höherer Pflanzen gegenüber, um so auffallender; die Fähigkeit beträchtliche Austrocknung zu ertragen, wurde oben schon als charakteristisch hervorgehoben. Die Länge des Stämmchens schwankt je nach der Lebensweise beträchtlich. Sie ist eine sehr geringe bei den einjährigen Formen wie *Ephemerum* und *Phascum*, und immer eine be-

[1]) Vergl. REICHARDT, Ueber das Alter der Laubmoose. Verhandlungen der k. k. Zool. botan. Gesellsch. in Wien. 1860.

[2]) S. betreffs derselben: »Zur Morphologie und Physiologie des Blattes«; Bot. Zeit. 1880.

grenzte bei denjenigen Moosen, bei welchen das Sporogonium auf dem Gipfel des Hauptstammes inserirt ist, den akrokarpischen. — Bei *Fontinalis* erreicht der Stamm eine Länge bis zu 2 Decim. Bei den landbewohnenden Moosen wird eine solche Länge dadurch unmöglich gemacht, dass der Stamm immer von unten her abstirbt, und so dauernd eine gewisse Länge behauptet. Es sind also an einem solchen Moospolster die einzelnen Moosstämmchen Spitzen oft uralter Individuen, die wir vor uns haben, resp. Zweige derselben, die sich durch die von unterst her fortschreitende Vermoderung vom Hauptstamme, losgelöst haben. Die Moose besitzen durch diese Eigenthümlichkeit des Wachsthums, vermöge welcher unter jedem Moosrasen allmählich sich eine immer mehr wachsende Humusschicht bildet, auf der sich nun andere, höhere Pflanzen ansiedeln können, eine hervorragende Bedeutung, namentlich für die Besiedlung vorher nackter, steiniger Stellen mit Pflanzen.

Die Dicke des Moosstammes wechselt nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern nach den Angaben UNGER's[1]) auch in demselben Individuum nach der Höhe. Der Stamm-Durchmesser von *Amblystegium serpens* z. B. beträgt 0,041 Lin. der von *Hypnum triquetrum* 0,5 Lin., die grösste Dicke, 0,6 Lin. findet sich bei *Dawsonia superba*.



(B. 231.) Fig. 15.

Theil eines Querschnitts durch das Stämmchen von *Bartramia Halleriana* nach UNGER. C Centralstrang enger dünnwandiger Zellen, R weitzelliger Rindenkörper mit verdickten Zellmembranen.

In seinen unteren Theilen ist nach UNGER der Moosstamm gewöhnlich dünner, als in seinen oberen, am Ende spitzt er sich konisch zu, es findet also ähnlich wie z. B. beim Farn- und Palmstamm eine Erstarkung im Laufe des Wachsthums statt

Der Durchschnitt des Stammes[2]) zeigt gewöhnlich einen aus verdickten, meist mit braun gefärbten Zellwänden versehenen Rindentheil von verschiedener Mächtigkeit und eine centrale Partie. Der Rindentheil ist einschichtig bei *Dicranum scoparium*, *Webera rubens* u. a., gewöhnlich aber wird er aus mehreren Zelllagen, deren Lumina nach aussen hin enger werden, gebildet, ohne dass zwischen den Zellen des Rindentheils und des inneren Gewebes in den meisten Fällen eine scharfe Grenze zu ziehen wäre, vielmehr pflegen sie durch Zwischenformen in einander überzugehen. Nur im einfachsten Falle bleibt der centrale

[1]) UNGER, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen, VII. Ueber den anatomischen Bau des Moosstammes. Sitzb. der k. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XLIII. 2. Abth., pag. 497 ff.

[2]) UNGER, Ueber den anatom. Bau des Moosstammes, Sitz.-Ber. der K. K. Akad., Bd. XLIII 2. Abth. 1861; LORENZ, Moosstudien, Leipzig 1864; Grundlinien zu einer vergl. Anatomie der Laubmoose, PRINGSHEIM's Jahrb. für wissensch. Botan. VI. Bd.; zur vergl. Anatomie der Laubmoose. Flora 1867. No 32—36; zur Anatomie von *Bartramia ityphylla* und *Philonotis* [illegible]*tosa*, Bot. Zeit. 1868. pag. 465, und noch einige andere in den angeführten citirte Aufsätze.

Theil ohne weitere Differenzirung, verhält sich also ähnlich wie dies bei den foliosen Lebermoosen allgemein der Fall ist. So ist es bei *Fontinalis antipyretica, Barbula ruralis, Orthotrichum pumilum* etc. und dem Centraltheil des *Sphagnum*-Stämmchens, bei dem aber der Rindentheil eine weitergehende Differenzirung zeigt. In anderen Fällen zeigt das Stammgewebe sich gesondert in einen centralen Strang aus engeren dickwandigen oder dünnwandigen Zellen, die länger gestreckt sind, als das übrige Stammparenchym. Dickwandig sind diese Zellen bei *Dicranum scoparium* (in den Ecken collenchymartig verdickt bei *Dicranella heteromalla), Atrichum undulatum, Leucobryum glaucum* u. a. Ein dünnwandiger Centralstrang findet sich besonders entwickelt bei einigen *Bryum*-Arten, weniger bei *Bartramia pomiformis, Hypnum filicinum, Webera cruda* und vielen anderen. Es ist dieser aus engen, dünnwandigen Zellen bestehende Centralstrang (vergl. Fig. 15) ohne Zweifel hauptsächlich diejenige Partie, in welcher die Leitung der Nährstoffe vorzugsweise stattfindet, ohne dass jedoch die Zellen der Rindenpartie davon ausgeschlossen wären, man findet auch in ihnen — wenn auch nicht immer — das in den Moosstämmen weit verbreitete Fett, Stärke etc. Uebrigens fehlt dieser Centralstrang auch bei den Moosen, welche ihn im oberen Stengeltheil besitzen häufig in der unteren, blattlosen Partie desselben. Am auffallendsten tritt der Centralstrang bei denjenigen Moosen hervor, bei welchen die die Blattnerven durchziehenden Stränge nicht sklerotischer Zellen sich ins Stengelgewebe fortsetzen und sich an den centralen Cylinder anlegen, d. h. also wirkliche Blattspurstränge vorhanden sind. Solche Blattspuren finden sich z. B. bei *Polytrichum commune* Fig. 16. Wie diese Figur zeigt, laufen sie hier tief im Stammgewebe hinunter, bis sie sich dem centralen Cylinder allmählich nähern, um sich dann, nachdem sie noch eine Strecke weit demselben parallel gelaufen sind, an ihn anzusetzen. Der Querschnitt des Stämmchens (Fig. 16 B) zeigt Folgendes. Im Centrum befindet sich ein Cylinder von weiten, verdickten, hie und da durch sehr zarte, (d. h. unverdickt gebliebene) Wände gefächerten Zellen, deren verdickte Wände gelblich gefärbt sind. Diesen Strang (in der Fig. 16 A schraffirt) umgiebt ein mehrschichtiger Ring von zartwandigen, engeren Zellen, der nach aussen begrenzt wird von einem ein- bis dreischichtigen Ringe dünnwandiger, meist schwarzbraun gefärbter Zellen. Diese letzteren Zellen und die ihnen nach aussen angrenzenden finde ich ausgezeichnet durch ihren Stärkegehalt, und durch einen solchen sind auch die engeren Zellen der Blattspuren gekennzeichnet, übrigens fehlt im *Polytrichum*-Stengel Stärke oft auch ganz und wird durch Fett ersetzt. Reichlich vorhanden ist dasselbe (und jedenfalls auch Eiweissstoffe) in dem, den Centralcylinder umgebenden dünnwandigen Gewebe, spärlicher in den dickwandigen Zellen des Centralcylinders selbst, die in älteren Theilen der Hauptsache nach Luft führen — wenigstens in den von mir untersuchten Fällen. Die Gestalt dieser Zellen ist bei allen im Grunde dieselbe; es sind langgestreckte Prismen mit gerade oder schief abgesetzten Grundflächen, ebenso wie die verdickten Zellen, welche die mächtig entwickelte Umhüllung des

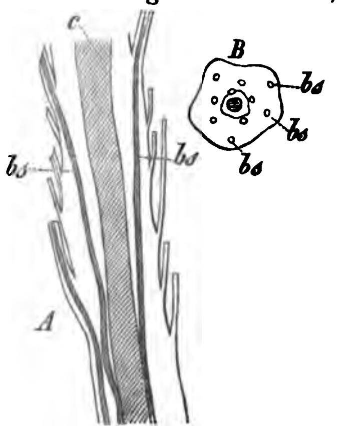


Fig. 16. (B. 232.)
A Längs-, B Querschnitt eines Stämmchens von *Polytrichum commune.* bs Blattspuren, c der (schraffirte) Centralcylinder, bestehend aus Zellen, deren Wandungen grösstentheils verdickt und bräunlich gefärbt sind.

Centralstranges bilden. Dieser letztere reicht bis nahe an die Terminalknospe, und besteht hier aus farblosen, engen, langgestreckten Fett u. a. führenden Zellen, während die Zellen des übrigen Stammgewebes Chlorophyll führen, weiter und kürzer sind. An der Grenze zwischen beiden Gewebearten finden sich Intermediärformen, doch ist der Centralcylinder ziemlich scharf abgesetzt. Er bildet den mittleren, dickwandigen Theil des späteren Centralstranges und die zartwandigen, jenen umgebenden — in älteren Stengelpartieen übrigens sich auch mehr oder weniger verdickenden — Zellschichten. Jene gebräunte darauf folgende Zone stammt von den angrenzenden Zellen des Stengelgewebes. Auch für Splachnaceen (*Splachnum*-Arten, *Tetraplodon urceolatus* etc.) und für *Hookeria* werden Blattspuren angegeben. Jedenfalls zeigt der als Beispiel eines höher organisirten Moosstämmchens herausgegriffene Bau von *Polytrichum*, dass die anatomische Gliederung innerhalb der Laubmoosreihe eine höhere Gliederung erreicht, als bei den Lebermoosen, und Formen annimmt, welche unverkennbar auf die der »Gefässkryptogamen« und Phanerogamen hinweisen. Finden sich auch nicht die anatomischen Bestandtheile der Gefässbündel: Tracheen (resp. Tracheïden wie bei der Mehrzahl der Farne) und Siebröhren, so sehen wir doch wenigstens gesonderte Zellstränge aus den Blättern sich an ein vom übrigen Stammgewebe different ausgebildetes stammeigenes Zellbündel im Stämmchen ansetzen. Die Bedeutung der einzelnen Gewebesysteme, soweit solche erkennbar sind, für den Haushalt der Moospflanze bedarf freilich noch eingehenderer Untersuchung, nachdem bisher die Aufmerksamkeit hier fast ausschliesslich auf die Morphologie der Zellen und Zellcomplexe gerichtet gewesen ist, während man sich beeilte, den Inhalt zu zerstören. Was das Vorkommen verdickter Zellstränge im Stammcentrum betrifft, wie es für *Polytrichum* etc. hervorgehoben wurde, so ist wohl die Vermuthung gestattet, dass die Function derselben eine ähnliche sein könnte wie die des Holzkörpers phanerogamer Pflanzen, nämlich die der Wasserleitung.

Die Lebensdauer einer Moospflanze[1]) ist je nach den verschiedenen Arten verschieden. Einjährig sind z. B. die Phascaceen, deren beblätterte Stengel nach der Fruchtreife absterben. Bei den perennirenden ist die Bestimmung der Lebensdauer dadurch erschwert, dass die Stämmchen allmählich von unten nach oben absterben, scharf markirte Grenzen zwischen den einzelnen Jahrestrieben aber meist kaum vorhanden sind (vgl. oben pag. 366).

Dass die Sphagnaceen ein hohes, das der als langlebig bekannten Bäume übersteigendes Alter erreichen, ist aus dem langsamen Wachsthum des Torfes, und der Thatsache, dass sich an demselben die unteren Theile derselben Pflanzen, die auf seiner Oberfläche vegetiren, betheiligt haben, zu schliessen. Berechnungen sind aber hier kaum anstellbar. Etwas plausibler erscheinen dieselben bei den tuffbildenden Moosen, bei welchen die unteren Stengeltheile vom Tuffe incrustirt und dadurch vor Vermoderung geschützt werden. Die Tuffbildung erfolgt, wenn Quellwasser, welches doppelt kohlensauren Kalk enthält, denselben als poröse Masse theilweise absetzt, wie dies geschieht, wenn die kalkhaltige Quelle sich über eine grössere Fläche ausbreitet, wobei Wasser verdunstet und ein Theil der Kohlensäure, welche die Löslichkeit des doppelkohlensauren Kalkes in Wasser bedingt, entweicht, und so ein Kalkniederschlag erfolgt. Dies geschieht namentlich, wenn Moosrasen, welche bei manchen Arten solche Standorte mit

[1]) Vergl. REICHARDT, a. a. O., UNGER, a. a. O., pag. 509 ff.

Vorliebe aufsuchen, von kalkhaltigem Wasser berieselt werden. Kennt man die Grösse des jährlichen Zuwachses eines solchen Mooses und die Grösse des Tufflagers, so lassen sich dadurch Anhaltspunkte für die Beurtheilung des Alters der tuffbildenden Moose gewinnen. REICHARDT schätzt, gestützt auf solche Erwägung, z. B. das Alter von *Gymnostomum curvirostrum* an einem bestimmten Standort auf gegen 3000 Jahre, eine Zahl, die natürlich weit davon entfernt ist, eine auch nur annäherungsweise exakte zu sein, da hierbei noch eine ganze Anzahl von Nebenumständen in Betracht kommen. Die Zeit, welche zur Bildung eines anderen Tufflagers, bei St. Johann, in welchem *Hypnum commutatum* noch zu erkennen ist, erforderlich war, wird von UNGER auf 5964 Jahre berechnet, *Hypnum commutatum* wächst aber viel rascher, als *Gymnostomum curvirostrum*, das jährlich nur 3 Linien durchschnittlich ansetzt. Immerhin mögen diese Zahlen dazu dienen, ein Beispiel für die fast unbegrenzte Vegetation perennirender Moose abzugeben.

Die Blattstellung ist nur bei wenigen Formen zweizeilig, so bei *Fissidens*, *Conomitrium*, *Distichium* und den sterilen Sprossen von *Schistostega osmundacea*. Bei den andern Laubmoosen treten Blattstellungen mit Divergenzwinkeln von $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{13}{34}$ etc. auf. *Schistostega* ist deshalb von besonderem Interesse, weil es zweierlei Sprosse besitzt, die verschiedene Ausbildung zeigen. Die sterilen, in ihrem äusseren Umriss einem Farnblatt gleichend, haben zweizeilige Blattstellung, die Blätter der fertilen Sprosse dagegen sind spiralig gestellt. Wie LEITGEB nachgewiesen hat, kommt indess bei den sterilen Sprossen die zweizeilige Blattstellung durch Verschiebung (Internodiendrehung) aus ursprünglich spiraliger zu Stande[1]). Nach BERGGREN[2]) entstehen die wedelähnlichen sterilen Sprosse zuerst, und an ihrer Basis später die fertilen, anders gestalteten Stengel durch Vermittlung eines kurzen, aus 1—4 Zellen bestehenden Fadens. Auch bei *Tetraphis pellucida* geht nach seinen Angaben die brutknospentragende Generation[3]) mit grösserem Stengel voraus, und aus der Basis derselben entspringen später die fertilen Stengel durch Vermittlung weniger Zellen. Ob dieser Vorgang der Sprossfolge ein durchgreifender ist, verdient wohl weitere Untersuchung.

Im Bau des Vegetationspunktes finden sich bei den Laubmoosen keine solche Verschiedenheiten, wie bei den Lebermoosen. Die Scheitelzelle des Stämmchens[4]) ist nämlich mit Ausnahme von *Fissidens* dreiseitig-pyramidal. Bei *Fissidens* ist sie zweischneidig und erzeugt zwei gerade Reihen alternirender Segmente. Die im Boden verborgenen Sprosse dagegen wachsen nach HOFMEISTER mit dreiseitiger Scheitelzelle, und erst unter dem Einfluss des Lichtes geht die Segmentirung allmählich in die einer zweischneidigen Scheitelzelle über. Auch die am Stamme zweizeilig stehenden Aeste zeigen zuerst eine »dreiseitig pyramidale« Scheitelzelle, und dem entsprechend spiralige Stellung der ersten Blätter, allmählich geht dann die Scheitelzelle in die Form einer zweischneidigen über, und die zweizeilige Stellung der Blätter tritt etwa vom fünften an hervor. Nur

---

[1]) LEITGEB, Das Wachsthum von Schistostega, Mittheil. des naturwissensch. Vereines zu Graz, 1874.

[2]) Botan. Zeit. 1872. — Die beiden Sprossformen sind übrigens durch vielfache Uebergänge verbunden.

[3]) Bezüglich derselben vergl. unten.

[4]) Vergl. ausser der oben angeführten Literatur: LEITGEB, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. I. Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica. Bd. LVII. der Sitzb. der k. k. Akad. der Wissensch. Wien, I. Abth. Zur Kenntniss des Wachsthums von Fissidens. ibid LIX. Bd., 1874.

die etwas abweichend angelegten Aeste von *F. bryoides* haben von Anfang an eine zweischneidige Scheitelzelle. Dass diese Aenderungen in Beziehung zum Licht stehen ist klar, experimentelle Untersuchungen darüber fehlen aber. Es erinnert die Aenderung der Scheitelzellform und Segmentirung an die beim Embryo von *Salvinia* stattfindende: auch hier geht die ursprünglich dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle in eine zweischneidige über. — Die sterilen Sprosse von *Schistostega*, die bezüglich der Blattstellung mit *Fissidens* übereinstimmen, besitzen indess eine dreiseitige Scheitelzelle und eine dem entsprechende ursprünglich spiralige Anordnung der Blätter; diese geht aber, wie oben erwähnt, später in die zweizeilige über.

Die tetraëdrische Scheitelzelle scheidet wie gewöhnlich drei Reihen von Segmenten ab. Aus jedem Segment geht ein Blatt hervor, wenn die Segmente also in drei Reihen übereinanderstehen, so ist dies auch bei den Blättern der Fall. Ein Beispiel für dieses Verhalten bietet *Fontinalis antipyretica*[1]). Hier ist jeweils die jüngste in der Scheitelzelle auftretende Wand der viertletzten, vorausgegangenen parallel, also bilden in der Figur 17 B, welche als Schema für dies Verhalten dienen mag, die Segmente 3 übereinander liegende Reihen, ebenso die aus ihnen hervorgehenden Blätter. Die Blattstellung ist also $\frac{1}{3}$, d. h. der Divergenzwinkel zwischen zwei auf einander folgenden Blättern ist = $\frac{1}{3}$ des Stammumfangs. So ist es noch bei einer Reihe anderer Moose, wie *Seligeria tristicha, Meesia tristicha*, den *Dichelyma*-Arten, *Gymnostomum calcareum* u. a. Bei vielen anderen Moosen ist die Divergenz der Blätter aber eine grössere, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ u. s. w. So z. B. $\frac{2}{5}$ bei allen *Sphagnum*-Arten am Stämmchen und den Hauptzweigen, bei den Seitenzweigen trifft man zuweilen die Stellung $\frac{1}{3}$, $\frac{3}{8}$, bei *Funaria hygrometrica* u. a; $\frac{5}{13}$ bei *Polytrichum commune* $\frac{13}{34}$ bei *Polytr. formosum* etc. Auch diese Blattstellungen werden schon durch das Verhalten der Segmente bestimmt. Diese liegen nämlich schon bei ihrer Entstehung nicht wie in dem oben geschilderten Falle in drei gerade über einander geordnete Reihen, (Orthostichen), sondern eine die Segmente I, IV, VIII u. s. w. verbindende Linie ist eine den Stamm umwindende Schraubenlinie. Die Vergleichung von Fig. 17 C mit Fig. 17 B wird dies ohne Weiteres veranschaulichen. Die Wand in der Scheitelzelle, welche das Segment 10 abgeschnitten hat, ist nicht parallel der ihr gegenüberliegenden, dies Segment oben begrenzenden (ursprünglichen) Aussenwand der Scheitelzelle, sondern sie greift in der Scheitelzelle ein Stück vor, und zwar in derselben Richtung, in welcher eine die verschiedenen Blattinsertionen verbindende Schraubenlinie, die sogen. Blattspirale läuft. Segment 10 fällt also nicht gerade über Segment 7, die Divergenz ist nicht wie in Fig. 17 B — $\frac{1}{3}$ sondern etwa $\frac{4}{11}$; in anderen Fällen $\frac{3}{8}$ etc.

Als Beispiel für den Bau und die Entwicklung des Vegetationspunktes wählen wir die von LEITGEB so eingehend untersuchte *Fontinalis antipyretica*, mit dem Bemerken, dass nach den vorliegenden Untersuchungen bei andern Moosen im Einzelnen Abweichungen vorkommen. Aus jedem Segment geht wie erwähnt ein Blatt hervor. Das Segment wölbt sich zunächst als breite Papille über die Aussenfläche des Vegetationspunktes hervor und zerfällt dann durch eine Perikline (von LEITGEB als »Blattwand« bezeichnet; a in Fig. 17 A) in eine äussere und eine innere Zelle in einen »Blatttheil« und einen »Stengeltheil«

[1]) Die dreiseitige Blattstellung tritt aber auch hier nur an schlanken Stammspitzen deutlich hervor, dickere Stammspitzen zeigen sich sehr stark in der Richtung der Blattspirale gedreht.

Aus letzterem geht nämlich die Hauptmasse des Stengelgewebes, aus ersterem das Blatt und das peripherische Stengelgewebe hervor. Der »Blatttheil« zerfällt nämlich durch eine Antikline in eine obere und eine untere Zelle, von ersterer wird durch eine Perikline dann die Zelle abgegliedert, aus welcher die Blattspreite hervorgeht, während die beiden unteren Zellen als scheitelsichtiger (akroskoper) und grundsichtiger (basiskoper) Basilartheil des Blattes bezeichnet

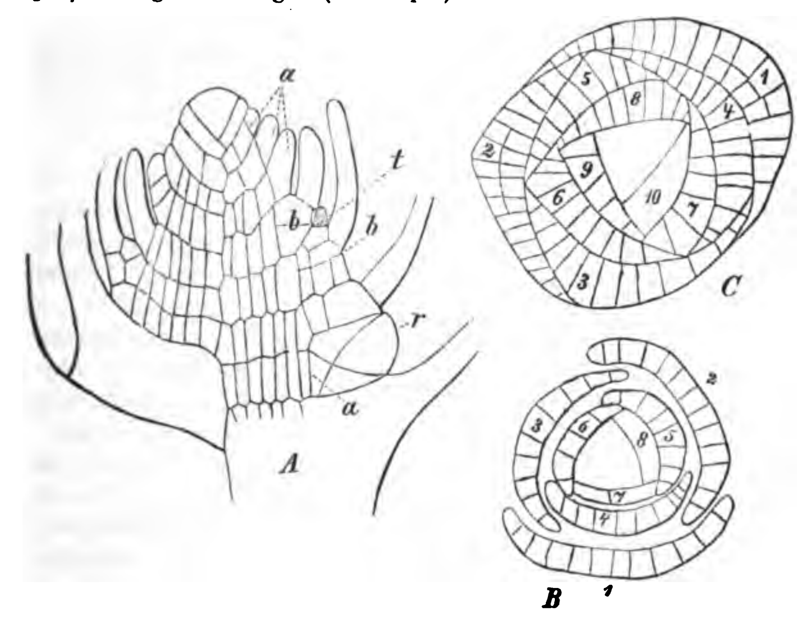


Fig. 17. (B. 233.)

A Längsschnitt durch eine Stammspitze von *Fontinalis antipyretica* nach LEITGEB, a »Blattwand, b Basilarwand, t Haar, r Astanlage, B Querschnitt durch eine Stammknospe derselben Moose, C Querschnitt einer Endknospe von *Polytrichum formosum* (nach HOFMEISTER).

werden, die sie trennende Wand (b, Fig. 17 A) heisst die Basilarwand. Der »basiskope Basilartheil« geht im Aufbau des Rindentheiles des Stämmchens auf, falls nicht aus ihm sich ein Seitenzweig entwickelt, in welchem Fall hier die tetraëdrische Scheitelzelle, mit welcher der Seitenspross beginnt, angelegt wird. Wir legen im Uebrigen auf die Thatsache, dass Seitenzweig und Blatt auf demselben Segmente ihren Ursprung nehmen, weiter kein grosses Gewicht, da die Pflanze sich nicht aus Segmenten »aufbaut«, sondern die Segmentbildung nur ein Orientirungsmittel für den Beobachter ist, das bei einem Vegetationspunkt, dessen Scheitel von einem Gewebe kleiner, gleichartiger Zellen ausgefüllt ist, natürlich wegfällt. Die Grenzen der Segmente werden bei den Moosen ohnehin auch bald undeutlich; in den älteren Partieen des Vegetationspunktes, wo die Segmente dann quergelagert erscheinen, verschwinden ihre Grenzen bald. Dagegen muss hervorgehoben werden, dass hier so wenig wie bei den Lebermoosen die Verzweigung eine axilläre ist, vielmehr pflegen die Aeste zwischen zwei Blättern zu stehen. Durchaus nicht jedes blattbildende Segment producirt indess auch einen Seitenast. Bei *Sphagnum* kommt auf je vier Blätter immer ein Ast. Bei *Neckera*, *Thuidium*, *Hypnum* u. a. finden sich zahlreiche Arten mit regelmässig zweizeiligen Aesten, während die Blätter nach $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{8}$ geordnet sind, ein Verhalten, das, wie schon SCHIMPER hervorhebt (*Sphagnum* pag. 18), an das der *Thuja*-Arten

erinnert. Im Uebrigen harrt die Zweigstellung der Laubmoose noch einer eingehenderen, weniger auf die Zellanordnung als auf die grob-morphologischen Verhältnisse gerichteten Bearbeitung, die sich namentlich auch mit den Symmetrieverhältnissen näher zu befassen hätte. Dass die Verzweigung auch dann nicht in dem Sinne wie bei den Phanerogamen als axilläre bezeichnet werden kann, wenn der Seitenzweig genau unter der Mediane eines Blattes, bei geradreihiger Blattstellung also über der eines älteren Blattes steht, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Gewöhnlich aber ist dies ohnehin nicht der Fall, bei *Sphagnum* z. B. entsteht der Seitenzweig nicht unter der Blattmediane, sondern unter der kathodischen Hälfte desselben, und später am Seitenrand eines älteren Blattes. Was die Blattentwicklung betrifft, deren erste Anfänge oben geschildert wurden, so ist der apicale Theil der Blattpapille die Scheitelzelle des Blattes, sie bildet zwei Reihen von Segmenten, deren Wände mit der Blattfläche einen rechten Winkel machen. Das Spitzenwachsthum des Blattes ist aber hier, wie bei den Phanerogamen ein begrenztes und wird nach einiger Zeit abgelöst durch ein basales, bis es dann zuletzt aufhört.

Betrachtet man das Verhältniss der Verzweigung zum Gesammtaufbau der Moospflanzen, so sind zunächst die zwei Hauptkategorien der akrokarpen und pleurokarpen Moose zu unterscheiden[1]). Bei den ersteren schliesst das Wachsthum des Stengels mit der Bildung eines Sporogoniums ab, das Archegonium entspringt aus der Scheitelzelle des Hauptstammes. Bei den pleurokarpen steht das Sporogonium an der Spitze eines Seitenzweigs, das Wachsthum des Hauptstammes wird also durch das Eintreten der Fruchtbildung nicht beeinträchtigt. Die Stengel mancher akrokarpen, einjährigen Moose bleiben überhaupt unverzweigt, sie sterben nach der Fruchtbildung ab. Bei den perennirenden Akrokarpen übernimmt nach der Sistirung des Wachsthums des Hauptsprosses ein Seitenzweig die Weiterentwicklung, und bildet eine sogenannte Innovation. Treten unterhalb des Scheitels eines Sporogon tragenden Hauptsprosses zwei statt wie gewöhnlich ein Seitenspross auf, so kommt ein dichasialer Habitus zu Stande, wie bei *Orthotrichum*, *Grimmia* u. a. Die Innovationssprosse treiben ihrerseits Rhizoïden, und werden später durch Absterben des Hauptsprosses zu selbständigen Pflanzen, geschieht dies sehr früh, so entsteht der Anschein eines unverzweigten Mooses. Einige Arten, wie z. B. *Mnium undulatum* bilden Ausläufer, die in den Boden eindringen, mit kleinen »Niederblättern« (Hemmungsbildungen der Laubblätter) besetzt sind, später wieder an's Licht treten, ergrünen, und nach Lösung der Verbindung mit ihrem Hauptspross selbständige Pflanzen darstellen (s. o.).

Die Bildung der Rhizoïden soll zusammen mit der des Protonema's, mit dem die ersteren vollständig übereinstimmen, besprochen werden. Hier mag nur erwähnt sein, dass sie aus einfachen, aus den Oberflächen des Stämmchens entspringenden Zellreihen (bezügl. *Andreaea* vergl. unten) bestehen, die sich bei manchen *Polytrichaceen* oft zu dickeren Strängen verflechten, bei einigen *Hypnum*-Arten und bei *Sphagnum* aber den erwachsenen Pflanzen ganz fehlen. Die Rhizoïden von *Polytrichum piliferum, nanum* und *aloides*, von *Barbula ruralis* und *Racomitrium canescens* besitzen nach SCHIMPER in hohem Grade die Fähigkeit, Sandkörnchen die an ihnen anhängen, zusammenzukleben und so allmählich auf

1) *Fissidens* z. B. aber ist bald akrokarp, bald pleurokarp, bildet also eine Ausnahme von der allgemeinen Regel.

den Dünen der Seeküsten einen festeren Boden zu schaffen, auf dem sie zugleich Humus bilden, und so die Ansiedlung von Bäumen ermöglichen.

Die Geschlechtsorgane der Laubmoose, die Antheridien und Archegonien stimmen im fertigen Zustande der Hauptsache nach mit denen der Lebermoose überein, nur die Entwicklung ist wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine abweichende. Es stehen die Geschlechtsorgane gewöhnlich in Gruppen an der Spitze eines Sprosses zusammen, Gruppen, die wir mit SCHIMPER als Blüthen bezeichnen können, obwohl sie von den Blüthen der Phanerogamen durchaus abweichen, denn die letzteren sind nicht Antheridien- und Archegonien, sondern Mikro- und Makrosporangien-Stände. Die Blüthen sind entweder zwitterig oder getrenntgeschlechtig und dann monöcisch oder diöcisch. Die Sphagna machen auch hier wieder eine Ausnahme, die Antheridien stehen hier nicht in Gruppen auf dem Gipfel des männlichen Zweiges, sondern sind längs desselben so angeordnet, dass sie neben den Blättern an der gestreckten Sprossachse stehen, sie gleichen durch ihre runde Form, ihren langen Stiel sehr denen der Lebermoose. Der Gipfel eines solchen antheridientragenden Zweiges kann denn auch später fortwachsen, und in einen der peitschenförmigen Aeste übergehen (s. u.) Auch bei den übrigen Laubmoosen findet sich übrigens in Fällen wie bei *Polytrichum* normal eine Durchwachsung der männlichen Blüthe, und zwar scheint es hier wirklich der Scheitel des antheridientragenden Sprosses zu sein, der vegetativ weiterwächst. Die Geschlechtsorgane stehen gewöhnlich untermischt mit Zellfäden (bei *Polytrichum* z. B. oben eine Zellfläche übergehen) mit oft kugelig angeschwollenen Endzellen: den Paraphysen, über deren Funktion man im Grunde nichts Genaueres weiss, immerhin wird man annehmen dürfen, dass sie dazu bestimmt sind, die Geschlechtsorgane zu schützen.

Die Antheridien sind meist keulenförmige, kurzgestielte (vergl. *Sphagnum*) Körper, die aus einer einschichtigen Wand und einem innern Zellcomplex, den Mutterzellen der Spermatozoïden bestehen. Die Entwicklung der Antheridien wurde von LEITGEB bei *Fontinalis* untersucht.[1]) Das erste Antheridium geht aus der Scheitelzelle selbst hervor. Sie wölbt sich hervor und die Antheridienanlage wächst eine Zeit lang mit »zweischneidiger« Scheitelzelle, später differenzirt sie sich in die erwähnten Innen- und Aussenzellen. Die nächst folgenden Antheridienanlagen entstehen ähnlich wie Blattanlagen, d. h. aus Segmenten der Stammscheitelzelle, während die späteren regellos aus Oberhautzellen hervorgehen. Die Antheridienanlagen von *Sphagnum* dagegen stimmen in Ort und Art ihrer Entstehung mit den Astanlagen überein. — Man hat die Thatsache, dass die Antheridien verschiedenen Entstehungsort haben, auch so ausgedrückt, dieselben hatten verschiedene »morphologische Bedeutung« die von *Sphagnum* z. B. die eines metamorphosirten Sprosses, bei *Fontinalis* bald die eines Blattes, bald die eines »Trichomes.« Diese Ausdrucksweise ist jedoch eine durchaus entbehrliche und giebt über die Natur der Antheridien gar keinen weitern Aufschluss, sie z. B. als metamorphosirte Sprosse zu bezeichnen, ist unstatthaft, vielmehr geht aus den Thatsachen eben nur das hervor, dass der Entstehungsort der Antheridien ein variabler und somit was das Antheridium an und für sich betrifft, irrelevanter ist. Dagegen ist ohne Zweifel der Umstand von Interesse, ob mit der Bildung

[1]) LEITGEB, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, II. Entwicklung der Antheridien bei Fontinalis antipyretica. Bd. LVIII. der Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. I. Abth. Wien 1868.

der Antheridien das Wachsthum des betreffenden Sprosses abgeschlossen ist oder nicht. Bei *Fontinalis* eilt das aus der Scheitelzelle entstandene Antheridium den andern in der Entwicklung voraus. Wie *Fontinalis* dürften sich wohl die meisten Laubmoose verhalten, während ich bei *Polytrichum* nach früheren, aber nicht ausdrücklich auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen, den Stammscheitel in Mitte der Antheridiengruppe gesehen zu haben glaube.[1] Wir wollen auf die kleinen Differenzen, wie sie z. B. die Entwicklung der *Andreaea*-Antheridien von dem oben kurz geschilderten aufweist, hier nicht eingehen, sondern die Gesammtgestaltung der männlichen Blüthe hier kurz berühren.

Der Habitus derselben ist ein verschiedener, und wird von SCHIMPER (Recherches etc. pag. 36) als knospen-, köpfchen- oder scheibenförmiger bezeichnet. Am häufigsten sind die knospenförmigen, sie gleichen auch am meisten den weiblichen Blüthen, welche gewöhnlich diese Form haben, sie sind aber immer kürzer und dicker, als die letzteren, ihre Hüllblätter dünner, oft roth gefärbt und von innen nach aussen an Grösse abnehmend. Die auf Seitenzweigen stehenden männlichen Blüthen haben immer nur diese Form. Die köpfchenförmigen männlichen Blüthen sind immer terminal und von mehr kugeliger Gestalt, die Hüllblätter mit scheidiger Basis nehmen von aussen nach innen an Grösse ab, und hören da auf, wo die Antheridien anfangen. Oft besitzen die köpfchenförmigen Blüthen eine Art Stiel, welcher die direkte Verlängerung des Stammes bildet, eine Eigenthümlichkeit, die besonders auffallend an den männlichen Blüthen von *Splachnum*, *Tetraplodon* und *Tayloria* sich findet. Am auffallendsten sind die scheibenförmigen Blüthen der Gattungen *Mnium*, *Polytrichum* u. a., die Hüllblätter derselben weichen von den Stengelblättern an Gestalt und Grösse auffallend ab, sie sind breiter und kürzer als die letzteren und oft lebhaft gelb oder roth gefärbt. Die Hüllblätter einer männlichen Blüthe von *Polytrichum* z. B. verhalten sich zu den Stengelblättern ganz ähnlich wie die Tragschuppen eines *Larix*-Makrosporangienstandes zu den Nadeln. Es findet ein allmählicher Uebergang der Stengelblätter in die Hüllblätter statt, die untersten derselben erhalten an ihrer Basis einen schmalen häutigen Saum, der nach oben zunimmt, bis dann die oberen Hüllblätter wieder als reducirte Bildungen erscheinen. Die Antheridien und Paraphysen stehen in den Achseln der Hüllblätter, der Scheitel der Blüthe wird aber, wie schon die Durchwachsungen bei *Polytrichum* lehren, von den Antheridien nicht eingenommen. Die Hülle der männlichen Blüthe ist von SCHIMPER Perigonium genannt worden.

Bei einzelnen diöcischen Moosen findet sich die eigenthümliche Erscheinung, dass die männlichen Pflanzen den weiblichen an Grösse beträchtlich nachstehen. So in geringerem Grade bei *Funaria hygrometrica*, auffallender bei *Dicranum undulatum* und *Leucobryum glaucum*, wo die männlichen Pflänzchen als Zwergpflanzen in dem Protonemafilz der weiblichen vegetiren, wie er namentlich aus den oberen Stengelblättern entspringt; allein auch aus Sporen können männliche Pflanzen hervorgehen, die Sporen finden gerade in dem dichten, von den weiblichen Pflanzen ausgehenden Protonemafilz eine günstige Keimstätte. Sehr häufig sind übrigens diöcische Moose, des Fehlens eines der Geschlechter halber steril. In jeder der kleinen Zellen des Innengewebes des reifen Antheridiums entwickelt sich ein Spermatozoïd, jedenfalls auf ganz ähnliche Weise wie

[1]) Denkbar wäre ja auch, dass die Antheridien auf kurzen, wirtelig gestielten Seitenknospen ständen.

bei den Lebermoosen (vergl. pag. 342). Durch einen Riss am Scheitel öffnet sich das Antheridium (*Sphagnum* vergl. u.) und der Plasmabrei, welcher die Spermatozoïden enthält, tritt heraus. Die einzelnen Spermatozoïden machen sich dann aus demselben frei und bewegen sich vermittelst ihrer Cilien.

Die weiblichen Blüthen sind knospenförmig, ihre Hülle wird gebildet von einem oder mehreren Blattcyklen, deren Blätter von den Stengelblättern sich gewöhnlich nur wenig unterscheiden, und von aussen nach innen kleiner werden. Das Archegonium ist im Grossen und Ganzen übereinstimmend mit dem der Lebermoose gebaut, zeichnet sich aber aus durch seinen sehr entwickelten gegen die Basis hin keilförmig verschmälerten Stieltheil (vergl. Fig. 19 von *Sphagnum squarrosum*) und weicht ausserdem ab durch seine Entwicklung. Die letztere ist von JANCZEWSKI[1]), bei *Atrichum undulatum, Bryum nudum, Funaria hygrometrica, Phascum cuspidatum* verfolgt, und als bei allen genannten Moosen im Wesentlichen gleich verlaufend gefunden worden. Eine Oberflächenzelle des Vegetationspunktes (beim ersten Archegonium die Scheitelzelle vergl. Fig. 18 A) wölbt sich hervor, und theilt sich in eine untere platte (dem Stielchen der Lebermoose entsprechende) Zelle (t Fig. 18 B) und eine obere äussere. In der äusseren entsteht zuerst eine schiefe, auf die Basis angesetzte Wand (a a_1 Fig. 18), dann folgt eine zweite in entgegengesetzter Richtung. (bb_1 Fig. 18B); in diesem Stadium gleicht also die Archegonienanlage ganz einer Antheridienanlage. Nun zerfällt die oberste Zelle der Archegonienanlage durch drei Längswände in eine mittlere und drei peripherische Zellen ganz wie bei den Lebermoosen.

Die peripherischen Zellen werden bald durch radiale Längswände halbirt, während die mittlere Zelle in eine innere und äussere (obere) zerfällt, dann erfolgt in sämmtlichen peripherischen und der inneren Zelle eine Quertheilung, welche diese Archegonienpartie in zwei Stockwerke zerlegt, von denen das untere zum Aufbau des Bauchtheils, das obere zu dem des Halses beiträgt.

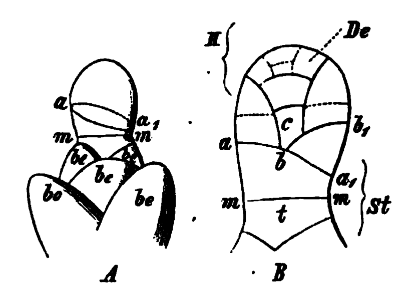
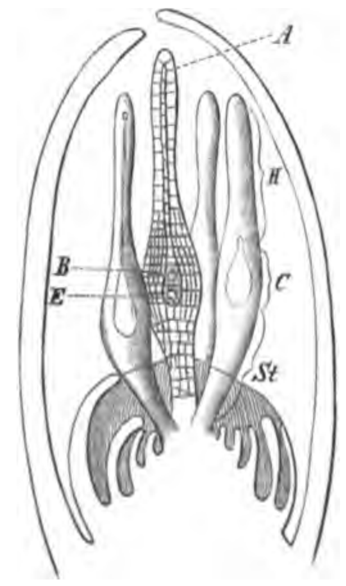


Fig. 18. (B. 284.)
A Stammspitze mit jungen Blattanlagen (be) von *Andreaea petrophila*, nach KÜHN. Aus der Scheitelzelle hat sich eine Archegonienanlage gebildet; Durch die Wand mm wird von derselben die dem »Stielchen« der Lebermoosarchegonien entsprechende Zelle t abgegliedert. (Nach KÜHN.) Fig. B. Schema für die Weiterentwicklung eines Laubmoosarchegoniums. aa_1 und bb_1 die antheridienartigen Wände. St der Theil aus dem der Stiel, H derjenige, aus welchem der Halstheil hervorgeht. Die mit C bezeichnete Zelle ist die »Centralzelle« deren Plasmainhalt später nach Abtrennung der Bauchkanalzelle zum Ei wird.

Der ganze Unterschied in diesem Entwicklungsstadium, dem gleichen eines Lebermoosarchegoniums gegenüber, besteht also im Auftreten der ersten, antheridienartigen Theilungen. Nun tritt eine Differenz ein, indem die das Archegonium nach oben abschliessende Kappen- oder Deckelzelle (De Fig. 18 B) nicht wie bei den Lebermoosen in den Ruhezustand übergeht, sondern zur Verlängerung des Halses beiträgt, indem in ihr successive neue peripherische Zellen und innere Zellen — Kanalzell-Initialen gebildet werden, in einer Weise die besser als aus der Beschreibung aus der Fig. 18 B ersichtlich ist. Die Theilungen in der Deckel-

[1]) Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeit. 1872, pag. 404 ff.

zelle sind hier durch punktirte Linien angedeutet. Es treten nämlich in der Deckelzelle (De) wieder drei Längswände — zwei Antiklinen und eine Perikline — auf, von denen in der Figur natürlich nur zwei zu sehen sind. Diesen setzt sich eine Querwand an, wodurch eine innere Zelle und eine neue obere Deckelzelle entsteht, in welcher sich nun die Theilungen in gleicher Weise wiederholen. Nach der Bildung von 5—6 (bei *Andreaea* mehr) solcher Segmente erlischt die Thätigkeit der Kappenzelle mit einer Kreuztheilung, welche sie in eine Deckelzellengruppe verwandelt. — Die erwähnten antheridienartig abgeschnittenen Zellen betheiligen sich in hervorragendem Maasse an dem Aufbau des Archegonienbauchtheils, namentlich der untern Partie. — Die Centralzelle zerfällt auch hier in Embryonalzelle (Eizelle) und Bauchkanalzelle, welche im Status nascendi sich an Grösse zuweilen (z. B. bei *Sphagnum squarrosum* Fig. 19) wenig von einander unterscheiden, was früher zur Annahme von zwei »Keimbläschen« Veranlassung gegeben hat. — Die Archegonienentwicklung von *Sphagnum* stimmt der Hauptsache nach mit der oben geschilderten überein. Details s. bei Janczewski a. a. O. — Die Wand des Archegoniums ist in ihrem Bauchteil bei den Bryineen zwei-, bei *Sphagnum* vierschichtig. — Durch einen ganz ähnlichen Vorgang, wie bei den Lebermoosen — Verschleimung der Halskanalzellen — erfolgt die Oeffnung des Archegonienhalses. — Auch die Art und Weise der Befruchtung, d. h. der Transport der Spermatozoïden, dürfte eine ähnliche sein, sehr erleichtert wird sie hier in bei den »Blüthen«, in welchen Antheridien und Archegonien zusammen stehen.



(B. 285.) Fig. 19.

Längsschnitt eines weiblichen Blüthensprosses von *Sphagnum squarrosum*. A das aus der Scheitelzelle hervorgegangene Archegonium, B Bauchkanalzelle, E Eizelle. H Hals-; C Central-; St Stieltheil des Archegoniums.

Die Entwicklung des Sporogoniums weicht dagegen von der des Lebermoossporogoniums um so beträchtlicher ab, sowol was die äusseren Wachsthumsvorgänge, als was die Differenzirung im Innern des Embryo betrifft. Am meisten Aehnlichkeit mit den Lebermoosen bezüglich der ersteren Verhältnisse bietet noch *Sphagnum*. Das Sporogonium bleibt nämlich wie bei jenen bis zu seiner Reife im mitwachsenden Archegonienbauch, der Calyptra, eingeschlossen, bei der Ausdehnung des heranwachsenden Sporogoniums wird dann die Calyptra unregelmässig zerrissen. Auch Archidium, eine Phascacee, verhält sich insofern ähnlich, als das Sporogonium aus der gesprengten Calyptra hervortritt. Bei den übrigen Laubmoosen dagegen tritt das Sporogonium schon früh aus dem Archegonienbauch hervor, es reisst die Calyptra an ihrer Basis ab und hebt sie als Mütze empor, deren zugespitztes Ende gebildet wird vom Halstheil des Archegoniums (vergl. z. B. Fig. 10).

Die Streckung des Sporogonienstieles ist also nicht eine plötzliche wie bei den Lebermoosen, sondern vollzieht sich langsam. Der Stiel ist übrigens von sehr verschiedener Länge. Am kürzesten ist er bei *Sphagnum*, *Andreaea* und *Archidium*. Bei den beiden ersteren aber wird seine Function dadurch ersetzt, dass der Stengeltheil, auf welchem das Sporogonium sitzt, sich stielartig verlängert, und

so ein sogen. Pseudopodium bildet. Wir haben hier also einen ganz ähnlichen Vorgang, wie bei der Stielbildung der Marchantiainflorescenzen, die ebenfalls einen Ersatz bietet für die geringe Stielbildung der Sporogonien. — Die Kapsel ist ein oft sehr complicirt gebautes Gebilde, sie besitzt eine deutliche, oft mit Spaltöffnungen versehene Epidermis, welche den vegetativen Theilen der Moose durchaus abgeht. Der Epidermis schliessen sich noch einige wandbildende Zellschichten an. Das Innengewebe wird nie ganz zur Sporenbildung verwendet, sondern ein Theil desselben bleibt als steriler Zellkörper als Columella, zurück, die bei den verschiedenen Abtheilungen in verschiedener Weise ausgebildet ist, bei *Archidium*, das sich dadurch den Lebermoosen nähert, aber ganz fehlt.

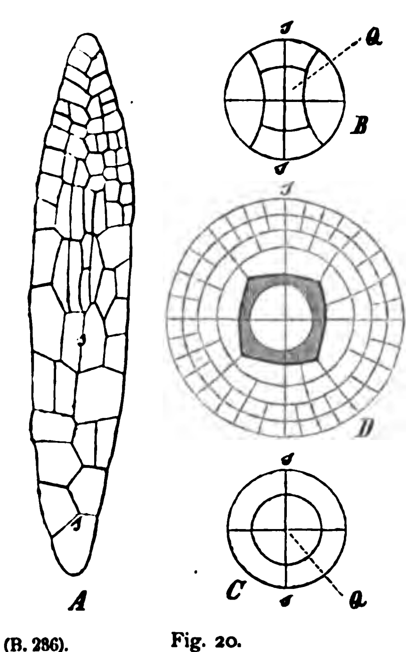
Ausserdem finden sich noch Einrichtungen, welche das Oeffnen der Kapsel bewirken, und die Ausstreuung der Sporen erleichtern; Einrichtungen, die unten besprochen werden sollen, da sie bei den einzelnen Abtheilungen bedeutende Verschiedenheiten zeigen,

Die Entwicklung und Anlegung der Kapsel verläuft bei den verschiedenen Gruppen nicht in derselben Weise. Und zwar bestehen die Differenzen einerseits im Wachsthum und der Zellenanordnung des Embryo, andererseits in der Art und Weise der Anlegung des Archespors, seiner Gestalt und Abstammung.

Was zunächst die Theilungsfolgen im Embryo[1]) betrifft, so weicht *Sphagnum* von allen übrigen dadurch ab, dass der Embryo nicht wie bei den übrigen Laubmoosen eine »zweischneidige« Scheitelzelle besitzt, sondern sich nur durch quer zu seiner Längsachse gestellte Antiklinen fächert, und zwar treten diese nur in beschränkter Zahl auf.

Die befruchtete Eizelle theilt sich zunächst durch eine zur Archegonienachse rechtwinklige Wand in eine untere und eine obere Zelle, von denen die untere, ähnlich wie das Anhängsel an manchen Lebermoosembryonen nur wenig Theilungen mehr erfährt, während sich aus der obern allein das Sporogonium entwickelt. Es treten zunächst eine Anzahl (6—8) von Querwänden (nebst den entsprechenden Längswänden) auf, dann erfolgt interkalares Wachsthum. — Die übrigen daraufhin untersuchten Laubmoose haben, wie erwähnt, eine andere Anordnung der Zellen im Embryo. Nachdem in der befruchteten Eizelle ein oder mehrere Querwände aufgetreten sind, erscheint in der oberen (dem Archegonienhals nächsten) Zelle eine schräge Wand, der sich eine zweite, entgegengesetzt geneigte aufsetzt (vergl. Fig. 20 A). So entsteht eine zweischneidige Scheitelzelle, die eine Anzahl von Segmenten bildet; später aber wird sie zuweilen auf ganz ähnliche Weise mit einem Zellnetze ausgefüllt, wie dies z. B. bei den Scheitelzellen der Farnprothallien der Fall ist. Die Segmente lagern sich in Querscheiben. Der Querschnitt eines jungen Embryos (Fig. 20 B und C) besteht also aus zwei Zellen, welche die Form von Cylinderhälften haben, und getrennt sind durch die Segmentwand ss. Nun tritt eine zweite zu ss rechtwinklige Wand auf, so dass Cylinderquadranten (Fig. 20 B) entstehen, die bei *Archidium* nicht gebildet werden.) In jedem Quadranten tritt eine Antikline (aa) auf, der sich je eine Perikline ansetzt. Es sind also in Fig. 20 D folgende Zellen vorhanden: vier innere, annähernd ein Quadrat bildende (Grundquadrat, Q Fig. 20) und vier peripherische äussere. Aus den ersteren geht bei den Bryineen und Phascaceen das Archespor und die *Columella*,

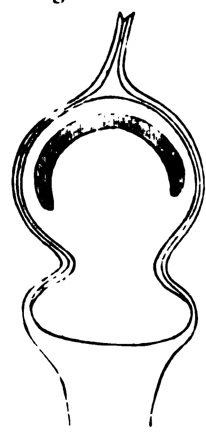
[1]) Vergl. WALDNER, Zur Entwicklungsgeschichte der Sporogonien von Andreaea und Sphagnum (vorläuf. Mittheilung). Bot. Zeit. 1879, pag. 595.



(B. 286). Fig. 20.

A Embryo von *Ceratodon purpureus* im opt. Längsschnitt. B, C, D Querschnitte durch den Kapseltheil junger Sporogonien, B und C von *Ceratodon purpureus;* D von *Funaria hygrometrica.* Nach KIENITZ-GERLOFF, BCD schematisirt.

aus den letzteren die Wandung hervor. Jenes Zellquadrat (»Grundquadrat«) kann als Endothecium, die peripherischen Zellen als Amphithecium bezeichnet werden. Es ist klar, dass die Sonderung von Amphithecium und Endothecium noch einfacher dadurch hätte eingeleitet werden können, dass in jedem Quadranten eine Perikline aufgetreten wäre, und so also vier innere Zellen des Endotheciums von vier äusseren des Amphitheciums gesondert hätten, also wie in C Fig. 20. So ist es in der That zu B. bei *Funaria hygrometrica* und *Ephemerum* und es zeigt dieses Beispiel aufs Neue, wie wenig Gewicht den Zelltheilungs**folgen** beizulegen ist. Ganz derselbe Vorgang kann durch verschiedene Zelltheilungsfolgen bewirkt werden, was eben zeigt, dass es nicht auf die letzteren, sondern auf das Resultat ankommt. Im Endothecium wird durch eine in jedem Quadranten auftretende Perikline eine äussere Zellschicht, das Archespor (in der Figur schattirt) von der centralen Partie, der Columella gesondert, welche letztere noch weitere Theilungen erfährt und so zu einem Zellcomplex wird, während das Archespor entweder das sporenbildende Gewebe selbst darstellt oder in einen Complex von Sporenmutterzellen zerfällt. Das Amphithecium erfährt noch vor der Differenzirung des Archespors aus dem Endothecium perikline und radiale Spaltungen, und wird so mehrschichtig. Es bildet sich in demselben ein Intercellularraum, welcher eine äussere mehrschichtige Wand von zwei, dem Archespor anliegenden Zellschichten sondert (vergl. den Längsschnitt Fig. 27), letztere werden als äusserer Sporensack (asp Fig. 27) bezeichnet, während der innere Sporensack« die äusserste, dem Archespor angrenzende Zellschicht der Columella ist (isp Fig. 27). Die Gestalt des Archespors ist bei den Bryineen und Phascaceen die einer oben und unten offenen Tonne, es wird also von der Columella durchsetzt, dies ist bei *Andreaea* nicht der Fall, hier bildet das Archespor eine bogenförmige, gegen unten geöffnete Schicht, wird also von der Columella nicht durchsetzt, ähnlich wie dies bei *Sphagnum* der Fall ist (Fig. 21). Die Phascacee *Archidium* endlich zeigt gar keine Differenzirung eines Archespors., einzelne wenige weder der Zahl (1—7) noch der Lage nach bestimmte Zellen des Endotheciums werden zu Sporenmutterzellen, in denen durch Tetraëdertheilung je vier Sporen entstehen. Dies ist offenbar die niederste Form, die in ihrer Entwicklung Anklänge an die Embryoentwicklung der Lebermoose zeigt, indem hier eine Sonderung des Endo-



(B. 287.) Fig. 21.

Längsschnitt durch ein junges *Sphagnum*-Sporogon (schematisch).

theciums in sterile und fertile Zellen nicht eigentlich eintritt, da unter Umständen jede der Endotheciumzellen zur Sporenmutterzelle werden kann.

Bei *Sphagnum* endlich hat das Archespor dieselbe Gestalt wie bei *Andreaea*, es entsteht aber aus dem Amphithecium. Ob nun diese Entstehung aus Amphi- oder Endothecium wirklich als wichtiger Unterschied zu betrachten ist, das erscheint noch fraglich, immerhin mag dies Verhalten mit zur Charakteristik der in vielen Beziehungen so abweichenden Sphagnaceen dienen. Wir geben im Folgenden noch einmal nach LEITGEB[1]) eine Uebersicht über die Entwicklungstypen der Laubmoos-sporogone.

A. Das Archespor entsteht aus dem Amphithecium:

1. Sphagnaceentypus. Das Endothecium bildet nur die Columella, welche aber das Archespor nicht durchsetzt, sondern von ihm überdacht wird.

B. Das Archespor entsteht aus dem Endothecium, sämmtliche Sporogone besitzen eine zweischneidige Scheitelzelle.

2. Archidiumtypus. Im Endothecium sporenbildende und steril bleibende Zellen durcheinander gemengt. Der Sporensack ist von der Kapselwand durch einen glockenförmigen Intercellularraum getrennt, und besitzt keine Columella.[2])
3. Andreaeaceentypus. Das Endothecium differenzirt sich in das Archespor und die Columella, welche jene nicht durchsetzt. Im Amphithecium wird die innerste Schicht zum Sporensacke, der jedoch von dem übrigen Wandgewebe durch keinen Intercellularraum getrennt ist.
4. Bryineentypus. Die Differenzirung erfolgt wie bei Typus 3, aber die Columella durchsetzt den Sporensack, der von der Kapselwand durch einen hohlcylindrischen Intercellularraum geschieden ist.

Versuchen wir es, die gegenseitigen Beziehungen dieser vier Typen näher in's Auge zu fassen, so werden wir zunächst auf den Aufbau des Embryo mit oder ohne zweischneidige Scheitelzelle keinen so grossen Nachdruck legen, denn wenn auch der letztere ein charakteristisches Merkmal ist, für die grosse Mehrzahl der Laubmoose, so kommt doch auch bei den Lebermoosen *(Symphyogyna)* ein ähnlicher Wachsthumsmodus des Embryos vor. Vielmehr stellen wir auch hier die Art und Weise der Differenzirung des Archespors ebenso wie bei den Lebermoosen in den Vordergrund. Berücksichtigen wir die Verhältnisse der letzteren, und die Thatsache, dass sie mit den Laubmoosen zweifellos von Einem Stamme abzuleiten sind, so werden wir als hypothetische ursprüngliche Form des Laubmoosembryo eine solche annehmen dürfen, bei welcher die sämmtlichen Zellen des Endotheciums zu Sporenmutterzellen wurden. *Archidium* steht dieser Urform am nächsten, nur ist es eine verarmte Form, nur wenige Zellen haben die Fähigkeit der Sporenproduction behalten, diese wenigen Zellen haben aber keine bestimmte Lagerung, sondern es sind, falls ihnen die nöthigen Stoffe zugeführt werden mehr oder weniger alle Zellen des Endotheciums a priori befähigt, Sporenmutterzellen zu werden. Von jener Urform aus können wir uns

[1]) Das Sporogon von *Archidium*. Sitzungsb. der Wiener Akad. Bd. LXXX. 1. Abthl. Novemberheft 1879. pag. 11 des Sep.-Abdr.

[2]) Auch bei der Phascacee *Ephemerum* liegen die halbreifen Sporen vollkommen frei im Kapselraum. Hier ist aber der Vorgang ein anderer; die Columella wird angelegt, ganz wie bei den Bryineen, nachträglich aber von den heranwachsenden Sporenmutterzellen verdrängt und resorbirt. Vergl. N. J. C. MÜLLER, Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von Ephemerum in PRINGSHEIM's Jahrb. für wissenschaftl. Botanik. VI. pag. 237 ff.

die Weiterentwicklung als nach zwei Richtungen hin vor sich gegangen denken: einmal nach dem *Sphagnum-* und *Andreaea-*Typus und dann nach dem Bryineentypus, in beiden Fällen ist im Endothecium ein umfangreiches steriles Gewebe, die Columella, gebildet worden. Wir betrachten es daher als erwünschte Stütze der oben ausgesprochenen Ansicht, dass zuweilen, wie LANTZIUS-BENNIGA beobachtet hat, auch Zellen der Columella sporenbildend werden bei *Barbula rubulata* (vergl. auch KIENITZ-GERLOFF, Bot. Zeit. 1878. pag. 47), es wäre dies also in gewissem Sinne eine Rückschlagsbildung. Demnach haben wir also in der Leber- wie der Laubmoosreihe einen parallelen Entwicklungsgang zu verzeichnen, in beiden Reihen nämlich sehen wir die Tendenz *(sit venia verbo!)* Zellen, die ursprünglich im Sporenraum zu Sporenmutterzellen gedient haben, steril und andern Functionen angepasst werden zu lassen. — Auch auf Grund der Zellenanordnung hat man Beziehungen zwischen den Laub- und Lebermoosen aufgestellt, Hypothesen auf die ich, weil ich deren Ausgangspunkt für unrichtig halte, hier nicht näher eingehen will. — Gelegentlich kommen auch Doppelfrüchte[1] bei Moosen vor; die am Grunde einfache Seta ist an der Spitze gespalten und trägt zwei normal ausgebildete Kapseln, in einem beobachteten Falle (von PFEFFER bei *Bryum pallens)* auch drei. Entstanden sind diese Missbildungen, die in ähnlicher Weise ja auch bei thierischen Embryonen häufig genug vorkommen, höchst wahrscheinlich durch Verzweigung ursprünglich einfacher Sporogonanlagen, deren Scheitel durch äussere Einflüsse beschädigt wurde, auch bei Lebermoosen *(Umbraculum)* ist ein ähnlicher Fall beobachtet worden. Aus derartigen Fällen, die auch bei vegetativen Organen gelegentlich vorkommen, phylogenetische Schlüsse ziehen zu wollen, halte ich für durchaus unberechtigt, eine Discussion dieser Frage muss hier aber ausgeschlossen bleiben, und es mag nur das hervorgehoben werden, dass aus derartigen Missgeburten phylogenetische Schlüsse ziehen zu wollen nicht mehr Berechtigung hat, als wenn man dazu z. B. einen menschlichen Embryo mit zwei Köpfen verwenden wollte, wie sie in mannigfaltiger Ausbildung die anatomischen Sammlungen zu zieren pflegen.

Die oben beschriebenen Vorgänge beziehen sich natürlich nur auf den oberen Theil des Embryos, der zur Kapsel wird. In der unteren Partie, die sich zum Fruchtstiel, zur Seta gestaltet, wird ein Archespor nicht angelegt, das Gewebe differenzirt sich hier nur in einen Centralstrang und ein mehrschichtiges Rindengewebe mit verdickten Zellen.

Die Zeitdauer, welche die Entwicklung eines Sporogoniums von der Befruchtung[2]) bis zur Sporenreife beansprucht, ist eine sehr verschiedene; eine relativ kurze natürlich bei den einjährigen Formen, wie z. B. *Pottia*, die im Sommer blüht, im Winter ihre Sporen reift, eine relativ lange dagegen, bis zu 17 Monaten bei manchen *Hypnum-*Arten, z. B. *Hypnum Crista castrense* 16—21 Monate, *Polytrichum piliferum* und *P. commune* 13 Monate, *Dicranella varia* 6—8 Monate.

---

[1]) Vergl. LEITGEB, Ueber verzweigte Moossporogonien; Mittheilungen des naturwissenschaftl. Vereins für Steiermark 1876, und die dort angeführte Literatur.

[2]) Die Blüthezeit einiger Moose, die in den Floren, welche nur die Fruchtreife berücksichtigen, nicht zu finden ist, mag hier nach ROZE (Revue bryologique No. I. 1874, pag. 3) angegeben werden: *Dicranum scoparium* Mai bis Juni; *Ceratodon purpureus* Juni; *Bryum caespiticium* Mai; *Mnium hornum* April; *M. undulatum* Mai; *Polytrichum-*Arten März bis April; *Hypnum cupressiforme* Februar.

[3]) Vergl. ARNELL, A proposal of phenological observations on mosses. Bot. Jahresb. 1878. pag. 510. Die Angaben beziehen sich auf das mittlere Schweden, gelten aber wohl so ziemlich auch für unsere Gegenden. Wenigstens giebt KLINGGRAEFF (Zur Sexualität der Moose. Bot. Ztg.

Während dieser Entwicklungsdauer gehen mit dem Sporogon, dessen innere Differenzirung wir oben vergleichend besprochen haben, auch beträchtliche äussere Gestaltsveränderungen vor sich: es bilden sich aus dem anfänglich spindelförmigen Körper Kapsel und Stiel, welch letzterer bei *Sphagnum* und *Andreaea*, wie viele Lebermoossporogonien eine angeschwollene Basalpartie, einen Fuss hat (Fig. 21). Der Stiel, im reifen Zustand Seta genannt, pflegt sich während des Wachsthums des Sporogoniums in das Gewebe des Fruchtsprosses einzubohren, das an seiner Basis aussen eine wallartige Wucherung, die Vaginula, bildet. Der Archegonienbauchtheil wächst mit dem eingeschlossenen Embryo längere Zeit mit, bis dieser schliesslich das Archegonium an seiner Basis abreisst, und als Mütze, Calyptra, emporhebt.

Die Zellen des Archespors gestalten sich entweder direkt zu Sporenmutterzellen, aus deren jeder durch Theilung vier Sporen hervorgehen, oder es theilen sich diese Zellen des Archespors erst weiter, und erst die hierdurch enstandenen Zellen sind die Sporenmutterzellen. Die Sporen selbst sind runde oder tetraëdrische Zellen, die umgeben sind von zwei Hüllen: einer braun gefärbten Aussenhaut, dem Exospor und einem dünnen Endospor. Sie führen in ihrem Plasmainhalt neben Oel auch Chlorophyll, bewahren aber im Gegensatz gegen die ebenfalls chlorophyllhaltigen *Equisetum*- und *Osmunda*-Sporen ihre Keimfähigkeit ziemlich lange.

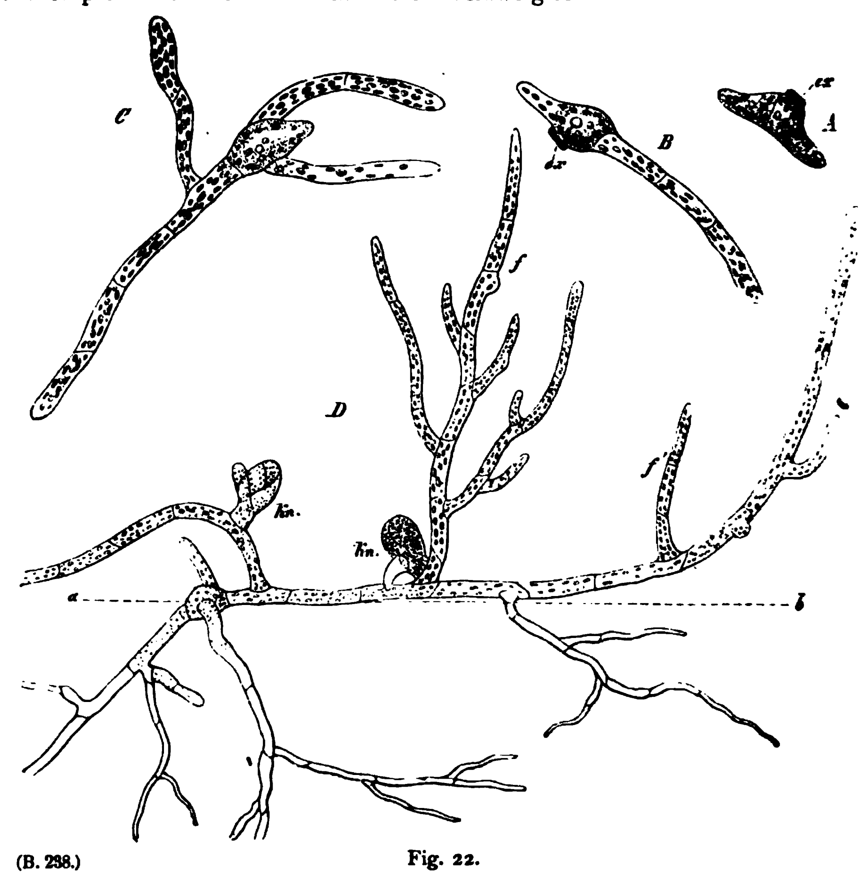
Die Keimungserscheinungen[1]) der Laubmoose bieten ein viel mannigfaltigeres und reicheres Bild als die der Lebermoose. Waren dort die Vorkeime, an denen die eigentlichen Pflanzen dann enstehen, meist kleine unscheinbare und kurzlebige Gebilde, so sind sie bei manchen niederen Laubmoosen vielmehr die augenfälligsten Theile der Pflanze. — Es entstehen bei der grossen Mehrzahl der Moose aus der keimenden Spore zunächst confervenartige Zellfäden, die denn früher auch nicht selten mit Algen verwechselt worden sind. Sie führen die Bezeichnung Protonema; an ihm entsteht als Knospe das beblätterte Moosstämmchen, die grössere Entwicklung des Protonema bringt es aber mit sich, dass an demselben nicht nur eine Pflanze, wie dies bei den Lebermoosen wohl fast durchgehends der Fall ist, sondern mehrere entstehen können. Im Folgenden sei zunächst *Funaria hygrometrica* als Beispiel gewählt.

Die Keimung der Sporen tritt unter günstigen Bedingungen, wozu vor Allem ein gewisser Grad von Feuchtigkeit gehört, schon nach wenigen Tagen ein. Die Spore schwillt an, die äussere Membran, des Exospor, wird dadurch gesprengt und zerrissen, und der vom Endosporium (— oder vielleicht einer neu gebildeten Cellulosehaut —) umschlossene Inhalt tritt als Keimschlauch hervor. (Fig. 22 A), der durch eine Querwand vom Innenraum der Spore abgegrenzt wird. Gewöhnlich bildet die Spore zunächst nur eine solche Ausstülpung. Diese zeigt unbegrenztes Spitzenwachsthum: Fächerung durch Querwände findet nur

1860, pag. 344) an, dass *Hypnum giganteum, cuspidatum, aduncum* etc. Ende August blühen und ihre Früchte Anfang Juni des folgenden Jahres reifen, zur Entwicklung derselben also 10 Monate brauchen, *Hyp. cupressiforme* über ein Jahr, die Sphagna, die im November und December blühen, reifen ihre Früchte im Juli und August.

[1]) Erste Beobachtung der Keimung bei Hedwig, Fundam. muscorum vol. II. 1782; NAEGELI, Zeitschr. f. wiss. Botanik; SCHIMPER, a. a. O., SACHS, Lehrbuch, IV. Aufl., pag. 559 (und die früheren Auflagen); MÜLLER-THURGAU, Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arb. des bot. Inst. in Würzburg, I. Bd. pag. 475; BERGGREN, Studier ofver Mossornas bygnad och Utveckling I. Andreaeaceae, Lund 1868; II. Tetraphideae (Lunds Univ. Arsskrift T: VII. 1870; Id. Jakttagelser öfver Mossornas Könlösa fortplantning. Lund 1868.

in der Scheitelzelle statt, während die Gliederzellen sich gewöhnlich nicht mehr theilen, aber die Fähigkeit haben, Seitenzweige zu treiben, so dass schliesslich ein Komplex mehr oder minder reich verzweigter Zellfäden entsteht. Ist die



(B. 238.) Fig. 22.

Aus Sporenkeimung entstandenes Protonema von *Funaria hygrometrica* nach MÜLLER-THURGAU. ABC junges, D älteres Stadium, ab Bodenoberfläche; Kn Moosknospen; f und f_1 zwei seitliche Auszweigungen mit begrenztem Wachsthum, ex Exospor.

erste Ausstülpung der Spore zu einem zwei- oder vielzelligen Faden herangewachsen, so bildet sich auf der entgegengesetzten Seite der Spore eine zweite Ausstülpung, die ebenfalls zu einem Zellfaden sich entwickelt. Statt zwei Zellfäden können auch mehrere aus einer Spore entstehen. Diese Zellfäden verhalten sich aber nur kurze Zeit gleich; bald dringt einer in die Erde ein, wird zum Rhizoïd des Protonemas und nun gehen eigenthümliche Veränderungen in ihm vor sich. Während seine Querwände, so lange der Faden im Lichte wächst und grün war, rechtwinkelig zur Längsachse des Fadens gestellt waren, werden sie in dem in den Boden eingedrungenen von farblosem Plasma erfüllten Faden schief. Die Membranen an älteren Theilen des Rhizoïds verdicken sich und und werden braun. Dass diese Vorgänge Folgen eines durch den Lichtmangel veränderten Wachsthumsvorganges sind, zeigt der Umstand, dass solche Rhizoïdfäden, wenn sie, durch irgend welche Ursachen an's Licht treten und ergrünen wieder quer gestellte Wände erhalten. Protonema, welches ich auf einem flachen Teller in Nährstofflösung zog, wuchs zu dichten Rasen heran, ohne Rhizoïd

bildung zu zeigen; hier waren alle Protonemafäden dauernd der Beleuchtung ausgesetzt. Normal aber besitzt, wie erwähnt, das Protonema einen oberirdischen, grünen, assimilirenden Theil und ein System von Rhizoïden.

Was die Stellung der Querwände in den letzteren betrifft, so hat H. MÜLLER-THURGAU (a. a. O.) angegeben, die Segmentirung sei dieselbe wie die in der Scheitelzelle des Moosstammes, nur dass die Hauptwände der aufeinander folgenden Segmente so weit von einander entfernt seien, dass sie sich nicht mehr schneiden. Hierauf ist zu bemerken, dass erstens die Thatsache, dass die in der Scheitelzelle eines Rhizoïds auftretenden Wände abwechselnd nach drei Richtungen geneigt, also schraubig angeordnet sind, wie in der Stammscheitelzelle weit davon entfernt ist, eine durchgreifende zu sein; oft genug vielmehr sieht man z. B., dass zwei auf einander folgende Wände parallel sind, die Stellung ist vielmehr im Allgemeinen als eine regellose zu bezeichnen. Wäre aber auch MÜLLER's Angabe richtig, so würde sich die Segmentirung dennoch ganz anders verhalten, als die im Moosstämmchen. Dort nämlich sind die Segmentwände auf der Aussenwand des Stammvegetationspunktes senkrecht, bei den Rhizoïden dagegen schneiden sie die Fadenwand unter einem schiefen Winkel, wäre dieser ein rechter, so erhielte man eben die gewöhnlichen Querwände, wie sie in den grünen Fäden vorhanden sind, und beim an's Licht treten auch in den Rhizoïden wieder auftreten. Schon der letztere Umstand zeigt übrigens, dass die Anschauung: »dass das Protonema und die ihm gleichwerthigen Rhizoïden der Bryineen eine sehr schmächtige Form des Moosstämmchens selbst darstellen« (SACHS, Lehrb., IV. Aufl.), eine dem Sachverhalt entsprechende nicht ist, und deshalb aufgegeben werden muss. Ich möchte vermuthen, dass auch die schiefe Stellung der Querwände in den Rhizoïden dadurch zu Stande kommt, dass eine ursprünglich rechtwinkelig zur Fadenachse orientirte Zellplatte in die schiefe Stellung verschoben wird, was um so leichter möglich ist, als die Zellwände zu ihrer Ausbildung hier relativ sehr lange brauchen. Aus den angegebenen Gründen, zu denen sich auch noch der gesellt, dass MÜLLER die Fäden mit schiefen Wänden, welche nur Rhizoïden des Protonemas sind, als Hauptachsen desselben auffasste, wozu kein Grund vorliegt, gehen wir auch auf die anderen Ausführungen desselben, die zum Zweck haben nachzuweisen, dass auch die Anlage seitlicher Glieder am Stammvegetationspunkt mit der am Protonema übereinstimme, hier nicht näher ein, auch hier hat MÜLLER-THURGAU zu viel schematisirt.

Was nun die Anlage der Moosstämmchen betrifft, so erfolgt dieselbe in einer der Basalzellen der mit begrenztem Wachsthum versehenen seitlichen Auszweigungen des Protonema's (Kn Fig. 22 D) an einer Stelle, wo sonst auch Protonemafäden mit unbegrenztem Wachsthum ihren Ursprung nehmen. Nur selten erfolgt die Anlegung einer Moosknospe an der Spitze des Protonemafadens, wie dies bei den beblätterten Jungermannieen der gewöhnliche Fall ist. Es entsteht im ersteren Fall eine Ausstülpung, die sich von der Mutterzelle abgegliedert, und nun zur Scheitelzelle der Moosknospe gestaltet, welche dann Blattanlagen etc. entwickelt und zum Stämmchen heranwächst. Bei den höheren Moosen stirbt das Protonema nach der Bildung von Moosknospen ab, bei einigen der nieder stehenden Phascaceen dagegen bildet es den auffälligsten Theil der Pflanze, es geht erst (wenigstens in seinen oberirdischen grünen Theilen, die im Boden befindlichen Stücke werden bei *Ephemerum* z. B. wohl perenniren) zu Grunde, wenn das Sporogonium des hier auf ein kleines Knöspchen reducirten Pflänzchens bereits seine Sporen gereift hat.

Schon unter den Bryineen finden sich nun Protonemaformen, welche complicirter gebaute Assimilationsorgane besitzen. So z. B. *Diphyscium foliosum*[1]).

[1]) Die in LÜRSSEN's »medicin.-pharm. Botanik« pag. 443 citirte Arbeit von BERGGREN »Ueber Entwicklung und Bau des Proembryo bei den Gattungen Diphyscium und Oedopodium,« Botaniska Notiser utg af Nordstedt 1873; ist mir leider unzugänglich geblieben, das im Texte Mitgetheilte bezieht sich daher auf vor einigen Jahren von mir gemachte Beobachtungen, und zwar an solchem Protonema, welches vom Stämmchen ausging (s. u.); das aus Sporenkeimung entstandene wird sich, wie ich nicht bezweifle, wohl ebenso verhalten.

Dem fädigen Protonema dieser Pflanze sitzen eigenthümliche Bildungen von der Gestalt eines »schildförmigen« Blattes auf, d. h. auf einem rundlichen im Quer- und Längschnitt aus einer grösseren Anzahl von Zellen befindlichen Stiel befindet sich eine ebene, oder in der Mitte concave Platte, deren Zellen lebhaft grün sind, die ganze Bildung, deren Entwicklung in manchen Punkten z. B. an die der Keimscheiben von Marchantieen, wie *Rebouilia* erinnert, ist offenbar ein Assimilationsorgan für das Protonema. Aehnliche Bildungen kommen, wie SACHS (Lehrbuch) und BERGGREN beobachtet haben, bei *Tetraphis* und *Tetradontium* vor, nur dass wir es hier nicht mit schildförmigen, sondern mit Flächenbildungen zu thun haben, die an dem im Uebrigen fadenförmigen Protonema sich entwickeln, bei *Tetraphis* (s. u.) auch direkt aus den Brutknospen hervorgehen können. An der Basis dieser Protonemablätter pflegen sich dann die Stammknospen zu bilden (SACHS Fig. 252 B) ohne Zweifel desshalb, weil hier am meisten plastische Stoffe sich finden. Aehnliches dürfte auch wohl bei anderen Moosarten vorkommen. Namentlich wäre *Buxbaumia*, ein *Diphyscium* nächst verwandtes Moos, darauf hin zu untersuchen. Das Verhalten von *Schistostega osmundacea* mag hier noch anhangsweise kurz erwähnt werden. Die Protonemazellen sind hier kugelig gerundet, und geben in Folge dessen in den Höhlungen, die sie bewohnen, einen matten Lichtreflex. Gegen direktes Sonnenlicht ist das auf geringe Lichtintensitäten »gestimmte« *Schistostega*-Protonema, wie auch viele Schattenmoose sehr empfindlich. (Vergl. HOFMEISTER, vergl. Unters. pag. 77).

Finden sich bei Moosen wie *Diphyscium*, *Tetraphis* u. a. am sonst fädigen Protonema Zellflächen nur als blattartige, seitliche Bildungen, so tritt bei *Andreaea* und *Sphagnum* das ganze Protonema, also auch die Hauptachsen desselben in Flächenform auf. Eigenthümlich sind die Vorgänge, namentlich bei *Andreaea* (vergl. BERGGREN und KÜHN a. d. a. O.). Die kugelrunden Sporen von *Andreaea* treiben bei der Keimung nicht wie die der Bryineen einen Schlauch, sondern sie wachsen und zerfallen durch Fächerung in einen Zellkörper, der zunächst noch im Exospor eingeschlossen ist, bei seinem weiteren Wachsthum dasselbe aber zerreisst. Es erinnert dies an ähnliche Verhältnisse, die bei den Sporen von *Pellia* und *Fegatella* schon während sie noch im Sporogonium eingeschlossen sind, auftreten. Der weitere Entwicklungsgang ist aber ein anderer. Eine bis drei der peripherisch gelagerten Zellen wachsen nämlich zu Fäden aus, in denen sowohl zur Fadenachse rechtwinkelige als schief zu derselben geneigte Querwände auftreten. Es finden aber auch Theilungen in der Richtung der Fadenachse, also durch Längswände statt. Wo das Protonema auf ebenem Gestein aufliegt, breitet es sich zu einer, vielfach gelappten Gewebeplatte aus, die sich auf mannigfache Weise verzweigt, und deren Randzellen vielfach wieder zu Zellfäden auswachsen. Eine weitere Form, die der Vorkeim annehmen kann, ist die, welche man als Vorkeimbäumchen bezeichnen kann, rundliche, verzweigte Gebilde, im Querschnitt aus einem ganzen Zellcomplex bestehend, die selten isolirt aufrecht wachsen, sondern sich meist mit einander verschlingen. Ihre Aussenfläche umkleidet sich mit einer dicken Cuticula, so dass ihre Lebensfähigkeit lange erhalten bleibt. Solche bäumchenartige Gebilde können, wie BERGGREN's Abbildungen zeigen, auch auf den Flächen-Vorkeimen entspringen. Ausserdem finden wir auch am Andreaeaceen-Vorkeim ähnliche blattartige Gebilde, wie sie oben für *Tetraphis* erwähnt wurden. Sie nehmen ihren Ursprung aus einer mamillenartig sich nach aussen wölbenden Zelle des Vorkeims.

Nicht so reich gegliedert wie der von *Andreaea* tritt der Vorkeim der

Sphagnum-Arten auf. Die Entwicklung der Sporen ist hier eine verschiedene, je nachdem sie auf Wasser oder auf einer festen Unterlage keimen. Im ersteren Falle entwickeln sie ein fädiges, verzweigtes Protonema, an welchem die Stammknospen seitlich erscheinen, im zweiten dagegen gestaltet sich der Vorkeim zu einer krausverzweigten Zellplatte. Ich möchte indess vermuthen, dass man auch auf Wasser bei günstiger Ernährung Flächenvorkeime ziehen kann, und jedenfalls verdient dieser Punkt, welcher eines der auffallendsten Beispiele für die direkt form- und wachsthumsbestimmende Wirkung des äusseren Mediums bieten würde, noch eingehenderer Untersuchung. — Die Fig. 23 mag für die Keimung von *Sphagnum cymbifolium* als Beispiel dienen, es geht, wie ersichtlich aus der Spore zunächst eine Zellfläche hervor, die erst später Rhizoiden mit meist schief gestellten Wänden entwickelt, in andern Fällen treten dieselben schon früh auf, (vergl. Fig. 23 B). Die Verzweigung dieser Flächenvorkeime ist eine sehr unregelmässige, ähnlich dem Prothallium von *Equisetum* haben beliebige Randpartieen die Fähigkeit zu neuen Sprossen auszuwachsen, wenigstens ist es mir nicht gelungen, irgend welche Regelmässigkeit in dem Verzweigungsmodus aufzufinden. Eine Zelle eines solchen Flächenvorkeims, und zwar offenbar eine ganz beliebige, wird dann zur Anfangszelle einer Stammknospe. Die hier entstandene *Sphagnum*-Keimpflanze besitzt, wie erwähnt, Rhizoiden, welche einer erwachsenen Pflanze ganz abgehen, ebenso wie manchen *Hypnum*-Arten. Dagegen haben die andern Bryineen (s. l.) Rhizoiden, die sich ganz ähnlich verhalten, wie die Protonemafäden. Sie haben einerseits die Aufgabe, dem Moosstämmchen, aus dem sie entspringen als Wurzeln d. h. als Organe, vermittelst welcher das Pflänzchen am Substrate befestigt ist und anorganische Nährstoffe aus demselben aufnimmt, zu dienen, andererseits functioniren sie in mannigfacher Weise als vegetative Propagationsorgane. Sie entstehen aus Oberflächenzellen des Moosstämmchens, und können entweder als chlorophyllreiche, quergegliederte Fäden oder als Rhizoiden mit schiefen Wänden auftreten. Die letzteren verzweigen sich ganz auf dieselbe Weise wie die entsprechenden Protonemafäden, sie bilden auch wie diese, ergrünende, über die Erde tretende Aeste, an denen dann Moosknospen entstehen, oder es tritt das Ende der Rhizoid-Hauptachse selbst an's Licht und erhält dann die Querstellung seiner Wände und bildet Clorophyll in seinen Zellen. Dass die grünen Aeste dieser Fäden sich zu eigenthümlichen Assimilationsorganen ausbilden können, wurde oben für *Diphyscium* beschrieben.

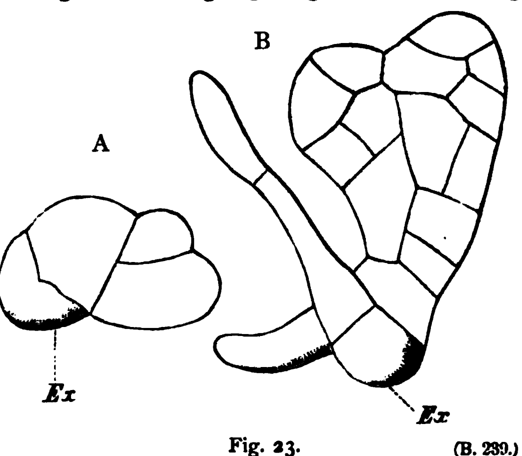


Fig. 23. (B. 289.)
Sporenkeimung von *Sphagnum cymbifolium*. A jüngeres, B älteres Stadium.

Die Protonemata der Moose gehören ohne Zweifel zu den eigenthümlichsten Bildungen im Pflanzenreich. Wenn wir die so oft wiederkehrende Regel berücksichtigen, dass die Keimpflanzen Eigenthümlichkeiten zeigen, welche von denen der erwachsenen Pflanze abweichen, aber übereinstimmen mit denen der Stammformen der lezteren, so erscheint auch das Protonema als diejenige einfache Form, welche der Vegetationskörper der Bryineen ursprünglich besessen hat.

Antheridien und Archegonien in irgend einer Form wären dann also dem Protonema direkt aufgesessen. Sehen wir ja doch bei verschiedenen Formen blattartige Bildungen am Protonema auftreten, bei *Andreaea* selbst verzweigte, rundliche, bäumchenartige Gebilde, Erscheinungen, die wir als — wenn ein bildlicher Ausdruck gestattet ist — dem Protonema inhärente Tendenz, eine reichere Gliederung zu erwerben, auffassen können, eine Tendenz, die schliesslich zur Bildung von beblätterten Moospflanzen geführt hat. Die beblätterten Laubmoose stehen sicher in keiner genetischen Beziehung zu den beblätterten Lebermoosen, wo wir die Entstehung eines beblätterten Stämmchens aus thallosen Formen heute noch verfolgen können. Thallose Laubmoose kennen wir, wie schon der Name dieser Klasse besagt, heute nicht mehr, die thallose Form ist nur in einer Entwicklungsphase der Keimpflanze noch repräsentirt. Arten, wie die kleinen Phascaceen, *Ephemerum* etc., bei denen nur ein winziges Knöspchen die beblätterte Pflanze repräsentirt, können wir als die einfachsten, und den erstentstandenen noch nächststehenden Formen auffassen. — Auf die Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie (HÄCKEL's biogenet. Grundgesetz) — wie mag nun zu erklären sein, wie sie will — wurde oben schon verschiedentlich aufmerksam gemacht. Hier seien nur die Fälle betont, welche zwei sicherlich abgeleitete Formen, *Sphagnum* und *Fissidens* betreffen: bei beiden haben die Keimpflanzen, resp. bei *Fissidens* auch die untern Theile der Zweige nicht jene von den übrigen abweichende Blattstructur, sondern die ersten Blätter stimmen mit den übrigen Laubmoosblättern überein. Bei den Phanerogamen kennen wir eine ganze Anzahl solcher Fälle, ich nenne nur die Keimpflanzen von *Rhipsalis*, den neuholländischen Acacien, *Ruscus*, *Carmichaelia* etc.

Die Bildung neuer Moosknospen auf Protonemafäden, die aus älteren Pflanzen entspringen, ist nicht die einzige Art und Weise der geschlechtslosen Vervielfältigung bei den Laubmoosen. Vielmehr tritt sie uns in einer fast proteusartigen Mannigfaltigkeit entgegen. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, dass man bei einer Anzahl von Moosen überhaupt keine geschlechtlich erzeugten Früchte, keine Sporogonien und Sporen kennt, sondern nur Propagation durch Sprossung. Viele Moose sind, wie oben erwähnt, oft steril, weil bei der diöcischen Vertheilung ihrer Geschlechtsorgane männliche und weibliche Individuen nicht überall zusammenwachsen. Das auffallendste Beispiel dafür ist wohl das in unseren Gärten weitverbreitete Lebermoos *Lunularia vulgaris*, das aus Italien zu uns eingeführt, aber nur in weiblichen Exemplaren vorhanden ist, und in Folge dessen nie fruchtet, aber sich massenhaft durch Brutknospen fortpflanzt.[1]) So ist auch das Laubmoos *Leucobryum glaucum* häufig steril, während man dicht mit Sporogonien besetzte Rasen trifft, sobald männliche und weibliche Pflanzen zusammen vorhanden sind. Bei *Barbula papillosa* WILS.[2]) aber die sich durch ihre zahlreichen blattbürtigen Brutknospen fortpflanzt, kennt man überhaupt keine Sexualorgane. Auf ähnliche Weise reproducirt sich *Ulota phyllantha*, wo zuweilen, aber sehr selten, Antheridien gefunden worden sind. Es sind dies also Formen, bei welchen die Organe der geschlechtlichen Zeugung verloren gegangen sind, ähnlich wie bei den apogamen Farnprothallien (DE BARY a. a. O.) und die Fortpflanzung ausschliesslich durch ungeschlechtliche Vermehrung geschieht. Allein auch Formen, die reichlich Sporen produciren, bilden zugleich vegetative Propagationsorgane in nicht geringer Zahl. Jeder Theil der Moospflanze, Blatt, Stamm und Rhizoïden können solchen die Entstehung geben. Die höchst entwickelten Formen dieser vegetativen Vermehrungsorgane sind Brutknospen, die den analogen Bildungen von *Marchantia*, *Blasia* u. a. gleichen. Solche finden sich als lang gestielte Zellkörper auf dem Gipfel blattloser Verlängerungen des belaubten

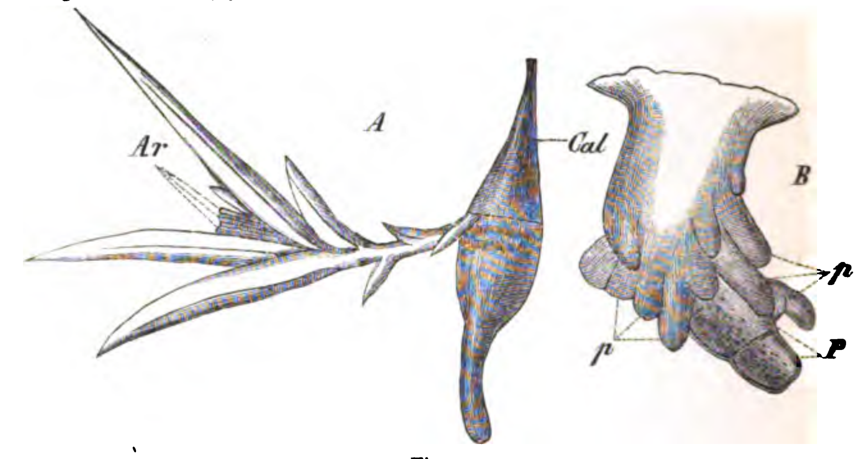
[1]) Die männlichen Pflanzen sind übrigens auch in Italien nicht häufig, doch habe ich z. B. in Corsika *Lunularia vulgaris* mehrfach mit Sporogonien gefunden.

[2]) Vergl. DE BARY, Bot. Zeit. 1878, pag. 482.

Stämmchens von *Tetraphis pellucida* (vergl. Sachs, pag. 367). Nach Berggrens Figuren (der schwedische Text ist uns leider unverständlich) finden sich zwischen den Brutknospen Haare, denen wir wohl eine ähnliche Function zuschreiben dürfen, wie den in den Brutknospenblättern der Lebermoose befindlichen: d. h. die durch Vergallertung von Membranschichten den Schleim zu liefern, welcher die Brutknospen aus ihrem kelchartigen (aus mehreren Blättern gebildeten) Behälter heraus drängt.

Die Entwicklung der Brutknospe scheint die zu sein, dass die Endzelle einer Zellreihe, deren untere Zellen dann später den Stiel bilden, zur (»zweischneidigen?«) Scheitelzelle wird etc. Bei der Keimung der Brutknosnen treiben einzelne Zellen derselben Protonemafäden, welche jene oben beschriebenen blattartigen Assimilationsorgane besitzen, die gelegentlich auch direkt aus der Brutknospe hervorgehen können. Am Protonema entstehen dann junge Pflanzen, deren also mehrere aus einer Brutknospe hervorgehen können. Auch *Aulacomnium androgynum* zeigt auf blattlosen Stengelverlängerungen sitzende, aber nicht von einem Hüllkelch umgebene Brutknospen, die viel kürzer gestielt sind, als die von *Tetraphis* und nur aus wenig Zellen bestehen. — Ausserdem ist, wie erwähnt, eigentlich jede Stelle der Stengeloberfläche befähigt, einen Protonemafaden zu bilden, aus welchem dann junge Pflanzen entstehen können. Bei *Bryum annotinum* (vergl. Hildebrand, Flora, 1874, No. 38) stehen eiförmige, rothbraune, langgestielte Brutknospen — von Knospen im eigentlichen Sinne des Wortes ist natürlich hier so wenig wie bei den Marchantieen die Rede — in den Achseln der Blätter. Zu den stengelbürtigen Vermehrungsorganen können wir auch die Zweige rechnen, die sich nach Schimper bei *Conomitrium Julianum* und *Cinclidotus aquaticus* vom Hauptstamm ablösen, ein Vorgang, der bei andern Formen in anderer Weise dadurch stattfindet, dass durch von unten her vorschreitende Vermoderung die einzelnen Zweige sich isoliren. Blattbürtige Brutknospen finden sich in mannigfacher Form. Kugelige gestielte Zellkörper sitzen den Blattenden von *Grimmia Hartmanni* und den Blattrippen von *Barbula papillosa* auf (Berggren, a. a. O. Tab. II, Fig. 1—6), flächenförmige Brutknospen finden sich auf den Blättern von *Leucobryum phyllanthum*, Zellreihen bei *Calymperes Richardi*, bei *Zygodon viridissimus* werden sie auf baumförmig verzweigten Trägern gebildet. Der Keimungsprozess besteht in allen diesen Fällen nicht darin, dass der Körper der Brutknospe direkt zur Bildung einer Moosknospe verwendet wird, sondern dass einzelne Zellen derselben zunächst zu Protonemafäden auswachsen. Diese entspringen nun in manchen Fällen auch direkt vor den Blättern. Bei *Orthotrichum Lyellii* z. B. in Form gegliederter, mit verdickter, brauner Wand versehener, kurzen Zellreihen, die einen Ruhezustand durchmachen können. Und wol beinahe jedes Moosblatt hat die Fähigkeit, wenn es abgeschnitten und feucht gehalten wird, Protonemafäden zu erzeugen, die aber bei manchen Moosen z. B. *Buxbaumia aphylla* auch aus den am Stamme befindlichen Blättern entspringen. Dazu kommt nun noch die Reproductionsfähigkeit des Protonemas selbst. Hält man Protonema trocken, so zerfallen die grünen Fäden in einzelne Stücke, die derbere Membran und dickeren Inhalt erhalten und so die Trockenheit überstehen, bei Feuchtigkeitszufuhr aber wieder auswachsen können, während andere Fadenstücke zu Grunde gehen. Und bei einer nicht kleinen Zahl von Formen, z. B. *Bryum-* und *Fissidens*-Arten bildet das Protonema auch Brutknospen, kugelige, gestielte Zellkörper mit ovalen, gebräunten Membranen und entsprechendem Reservestoffinhalt der Zellen. Die Reproductionsfähigkeit auf ungeschlechtlichem Wege, für die

oben nur einige Beispiele herausgehoben worden, ist also eine sehr grosse, und trägt nicht wenig zur Verbreitung der Moose bei, Allein sogar an den Theilen der Moosfrüchte treten auch ungeschlechtliche Sprossungen auf. Dies ist der Fall bei *Conomitrium Julianum.*[1]) Hier entspringen aus der Innenfläche der Calyptra[2]), an wie es scheint mit normal entwickelten Sporen versehenen Sporogonien junge Pflanzen, die sehr bald wieder zur Bildung von Geschlechtsorganen schreiten (s. die Archegonien in Fig. 24). Es entspringen aus der Innenfläche der Calyptra kurze Protonemafäden, die bald junge Pflanzen bilden, die dann unter der Calyptra hervorkommen. Ob der erwähnte Vorgang ein durchgreifender und überall stattfindender ist, muss fernere Untersuchung lehren, wahrscheinlich wird das Letztere durch eine mir nachträglich bekannt gewordene Bemerkung SCHIMPER's (Synopsis, II. Aufl., pag. 122), wonach er dieselbe Beobachtung



(B. 240.) Fig. 24.
Sporogonium von *Conomitrium Julianum.* Aus der Innenfläche der Calyptra (Cal) kommt eine junge Pflanze hervor, die bereits Archegonien (Ar) trägt. (A).

gemacht hat.[3]) Es ist dabei zu berücksichtigen, dass die Sporogonienstiele sehr leicht abbrechen, vielleicht tritt also die Erscheinung nur dann ein, wenn noch nicht ganz reife Sporogonien abbrechen.

Künstlich hervorrufen lässt sich die Protonemabildung an Sporogonientheilen wie PRINGSHEIM[4]) und STAHL gezeigt haben. Aus Querschnitten durchschnittener, auf feuchtem Sande cultivirter Fruchttheile wachsen Protonemafäden

[1]) Die untersuchten Pflanzen stammen aus verschiedenen Brunnen Stuttgarts. Die Pflanze ist übrigens in Württemberg auch sonst verbreitet, wie Hr. E. KOLB, dem die dortige Moosflora viele interessante Funde verdankt, nachgewiesen hat.

[2]) Dass die Calyptra zur ungeschlechtlichen Generation gehört ist klar: sie ist wie das Sporogonium, nur ein durch die Befruchtung veränderter Theil der geschlechtlichen Generation, ebenso wie z. B. die Integumente der phanerogamen Samenknospe durch die Befruchtung verändert, und Theile des Samens werden.

[3]) SCHIMPER spricht dort nur von cultivirten Pflänzchen, und giebt an, dass die Protonemafäden aus der Aussenwand der Calyptra hervorkommen. Letzteren Fall habe ich nicht beobachtet, sondern nur den im Text angegebenen. Es fragt sich, ob die Sporen dieser Sporogonien, deren Calyptra oft einen ganzen Kranz junger Pflanzen trägt, wirklich keimfähig sind, oder ob die Vermehrung hier ausschliesslich durch Sprossung geschieht.

[4]) Ueber vegetative Sprossung von Moosfrüchten. Monatsbericht der Kgl. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 10. Juli 1876; STAHL, Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. Bot. Zeit. 1876, pag. 689.

hervor, welche gleich nach ihrem Hervortreten aus der Schnittfläche des Fruchtstielstückes Knospen anlegen, aus denen die beblätterten jungen Moospflänzchen in der gewöhnlichen Weise hervorgehen. Nur die innern, an Reservestoffen reicheren Zellen treiben diese Protonemafäden. Beobachtet wurde das bei *Hypnum cupressiforme, Hypnum serpens, Bryum caespitosum* und *Ceratodon purpureus.* bei letzterer Pflanze wurde auch von Zellen der Kapselwand (STAHL, a. a. O., pag. 694) ein solches Auswachsen constatirt. — Es geht aus den angeführten Thatsachen hervor, dass, wenn man die Sporenbildung künstlich verhindert, sowol die Zellen des Fruchtstieles, als die der Kapsel fähig sind, Vorkeime zu erzeugen, also dieselbe Function übernehmen, die sonst den Sporen zukommt. Die Schlüsse, die aus dieser Thatsache gezogen worden sind, sollen unten auch berührt werden.

Die Laubmoose lassen sich in zwei Abtheilungen gruppiren, von denen die eine die Sphagnaceen und Andreaeaceen, die andere die Phascaceen und Bryineen umfasst, die zweite Abtheilung enthält weitaus die meisten Gattungen. In beiden Abtheilungen finden sich Organisationsverhältnisse, welche an die der Lebermoose erinnern, und auf die Abstammung von einer lebermoosähnlichen Stammform hindeuten: bei *Sphagnum* Gestalt und Anordnung der Antheridien, sowie das Verhalten der Calyptra, bei *Andreaea,* das bezüglich der Antheridienbildung mit den Bryineen übereinstimmt, die Organisationsverhältnisse der Kapsel; in der zweiten Gruppe endlich zeigt *Archidium* in seiner Sporogonentwicklung auffallende Uebereinstimmung mit den Lebermoosen, und ausserdem finden wir bei den Phascaceen überhaupt die einfachsten organisirten Laubmoose. Die Anordnung der Gruppen wird also naturgemäss die sein, dass die Sphagnaceen als eigenartiger Typus vorangestellt werden, an sie schliessen sich die Andreaeaceen durch die Sporogonentwicklung an, und vermitteln durch ihre anderweitige Organisation den Uebergang der zweiten Gruppe.

I. Reihe (Sphagnaceen und Andreaeaceen).

1. Die Sphagnaceen oder Torfmoose sind namentlich durch SCHIMPER's ausgezeichnete Monographie[1]) in ihren Strukturverhältnissen eingehend bekannt geworden. Die Keimungserscheinungen sind oben schon, im Zusammenhang mit denen der übrigen Laubmoose geschildert. Hier mag nur noch hervorgehoben werden, dass die ersten Blätter, welche das aus dem Vorkeim entstandene Pflänzchen bildet, noch nicht jene Differenzirung zeigen, wie sie den ausgebildeten Blättern zukommt, die Zellen des Blattes sind vielmehr bei den ersten drei bis vier Blättern noch gleichartig und erst mit den folgenden Blättern beginnt die Differenzirung derselben in zwei Zellformen, die unten beschrieben werden soll. Es erinnert dies an die Uebereinstimmung der ersten Blattanlagen der foliosen Lebermoose mit den entsprechenden Anhangsgebilden der thallosen Formen. Die Keimpflanze unterscheidet sich auch dadurch von der erwachsenen Pflanze, dass sie allein Rhizoïden besitzt, welche der erwachsenen Pflanze, ebenso wie manchen *Hypnum*-Arten gänzlich abgehen. Mit den Rhizoïden befestigen sich die Keimpflänzchen; später, wenn die Stämmchen in dichtgedrängten Rasen sich gegenseitig aufrecht erhalten, bedürfen sie derselben nicht mehr. Aehnliche Verhältnisse finden sich auch bei phanerogamen schwimmenden Wasserpflanzen, insofern als auch bei diesen, in älteren Stadien die entbehrlich gewordene Wurzel-

[1]) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858.

bildung gewöhnlich unterbleibt (z. B. bei *Ceratophyllum*, das aber gelegentlich auch festgewurzelt getroffen wird) bei *Salvinia* sogar schon in der Anlage. — Der anfangs unverzweigte, aufrecht wachsende Stengel bildet bald langgestreckte, den Flagellen der foliosen Jungermannien ähnliche Aeste, die in der Endknospe dicht gedrängt die Hauptknospe umstehen. Sie entspringen, wie erwähnt, an den Rändern der Blätter, rechts vom Blatte bei linksläufiger Blattspirale, links bei rechtläufiger[1]). Es kommt immer auf je vier Blätter ein Ast. Uebrigens ist die Regelmässigkeit der Aststellung keine so durchgreifende, es finden sich Astanlagen auch bei zwei Blättern hinter einander. Die Endknospe entwickelt sich unbegrenzt, die Aeste aber schliessen mit Ausnahme der Innovationssprosse mit dem einjährigen Vegetationscyklus ab. Was die Innovationssprosse betrifft, so bildet sich alljährlich, gewöhnlich unmittelbar nach der Fruchtreife, unter der Vegetationsspitze des Hauptsprosses ein Seitenspross, der sich in Allem ganz dem Hauptspross analog verhält, und sich später auch als selbständige Pflanze abtrennt. — Die anderen, nicht selbständig werdenden Aeste sind entweder fertile oder sterile, die letzteren sind ihrerseits wieder büschelig verzweigt. — An der Spitze des Stammes stehen die Aeste alle noch ähnlich köpfchenförmig zusammen, dann rücken sie auseinander und die sterilen nehmen die Peitschen-(Flagellen-) Form an, biegen sich am Stämmchen herab, und legen sich demselben an. — Es wirken diese fadenförmigen Aeste in Verbindung mit der spongiösen Zellenhülle des Stengels als Heber, welche der Endknospe Wasser zuführen. — Eine Anzahl der wagrecht abstehenden Aeste verdickt sich nach der Spitze hin kolbenförmig und bildet die männlichen Blüthekätzchen, ein geringerer Theil gestaltet sich zu Fruchtästen (Fig. 19), die mehrere Archegonien produciren, von denen aber nur eines zur Bildung eines reifen Sporogoniums gelangt. Die die Geschlechtsorgane bergenden Aeste sind entweder auf derselben Pflanze, was der gewöhnlichere Fall ist, oder auf verschiedene Individuen vertheilt, betreffs ihres Aufbaues s. u.

Ein Querschnitt durch den Stengel zeigt drei Theile; 1. eine äussere Rindenhülle, dann einen Ring (der aus mehreren Lagen besteht) aus Zellen mit verdickten Wänden, und einen centralen Cylinder von unverdickten Zellen, von denen, wie oben erwähnt bei *Sphagnum squarrosum* nicht wenige als Schleimzellen ausgebildet sind. Die Zellen dieses Centralcylinders dienen jedenfalls grösstentheils der Stoffleitung und Aufbewahrung, während der Ring verdickter Zellen ähnlich wie bei vielen Phanerogamen-Stämmen und der Mehrzahl der anderen Laubmoosstämmchen als Steifungscylinder zu bezeichnen ist. — Diese beiden Gewebearten stimmen also durchaus überein mit denen vieler anderer ebenso einfach gebauter Laub- und Lebermoosstämmchen, dagegen zeigen die Zellen der Rindenschicht eine höchst eigenthümliche Ausbildung. Sie sind mit dünnen Zellwänden versehen, und der Plasmainhalt ist vollständig geschwunden. Die Innenflächen der Zellwände sind versehen mit dünnen, eng- oder spiraligen förmigen Verdickungsleisten. Vor Allem aber sind die Zellwände nicht geschlossen, sondern auf Längs- wie auf Querwänden mit Löchern versehen, die durch partielle Membranresorption entstanden sind. Sie stellen in Folge dessen ein System von mit einander und dem umgebenden Medium in Verbindung stehenden Capillaren dar, in welchen das Wasser in die Höhe gehoben wird. — Die Struktur der Aeste, speciell der peitschenförmigen, stimmt, was Steifung

[1]) Auch hier entspringt die Astmutterzelle aus demselben Segmente, wie das über liegende Blatt, Vergl. LEITGEB, Wachsthum des Stämmchens und Entwicklung der Antheridien bei Sphagnum (Bd. LIX. Sitzb. der K. Ak. d. Wissensch. I. Abth.).

ring und Centralcylinder betrifft mit der des Stammes überein, nur dass diese Theile in geringerer Mächtigkeit ausgebildet sind, dagegen ist der Bau der Rinde ein eigenartiger. Neben jenen durchlöcherten Zellen, welche die Stammrinde bilden, kommen hier nämlich andere vor: sie sind gross, flaschen- oder retortenförmig aus bauchigem Grund sich nach oben verengernd, und nach aussen biegend. Sie zeigen an ihrer Spitze eine ziemlich grosse Oeffnung, und besitzen jene spiralfaserförmige Verdickungen wie die anderen Rindenzellen. Es sind diese Zellen, von denen je eine auf eine Blattinsertion fällt, besonders stark an den hängenden und gegen die Spitze der ausgebreiteten Aeste hin entwickelt.

Die Struktur der Blätter wird dadurch eine eigenthümliche, dass zwischen den maschenbildenden, engen chlorophyllführenden Zellen (a Fig. 25) solche sich befinden, die in ihrer Beschaffenheit durchaus mit den Rindenzellen des Stämmchens übereinstimmen, sie haben wie jene ihren Plasmainhalt verloren, ihre Membranen haben Löcher, die meist rund und von einem Faserring umschrieben sind, oft werden aber auch grössere Stücke der Zellmembran resorbirt[1]) (vergl. Russow, Beiträge zur Kenntniss der Torfmoose Dorpat 1865). Auf der Innenseite der Zellmembranen sind ring- und spiralförmige Verdickungen. Es ist dies also eine complicirtere Form derjenigen Blattstruktur, die wir oben bei *Leucobryum glaucum* kennen gelernt haben; beide Blattstrukturen sind ganz unabhängig von einander vorkommende interessante Parallelbildungen. Die chlorophyllführenden Zellen sind eng und sehr langgestreckt, sie werden von den sich hervorwölbenden farblosen Zellen oft überdeckt, da die Ränder derselben sich dann über den chlorophyllführenden Zellen vereinigen, wie die Figur 25 A zeigt, so können, wenn an diesen Stellen Perforationen der Wand auftreten, auch die farblosen Zellen des Blattes ein communicirendes System darstellen. Ursprünglich aber sind sie von einander durch die farblosen Zellen getrennt wie in dem unteren Ende von Fig. 25 A). Ein Mittelnerv existirt in dem einschichtigen Blatte nicht. Uebrigens existiren kleinere Differenzen im Baue der Ast- und Stengelblätter, bezüglich welcher auf die Specialliteratur zu verweisen ist.

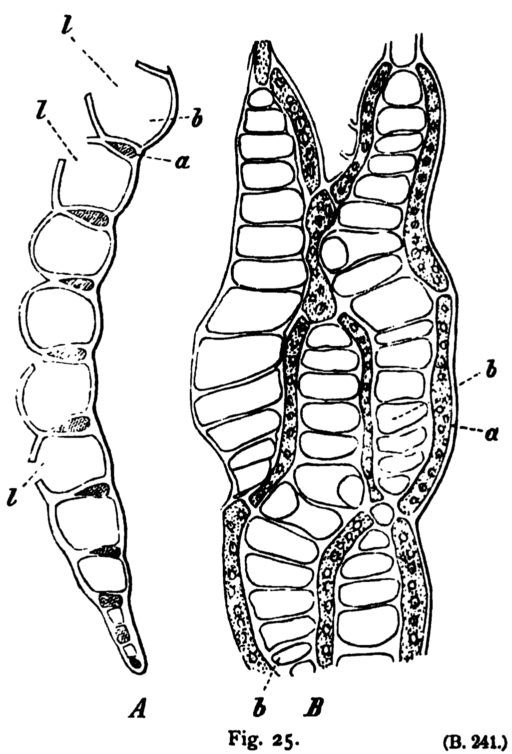


Fig. 25. (B. 241.)

A Querschnitt eines Blattes von *Sphagnum acutifolium*. B Astblatt von *Sphagnum cymbifolium* nach SCHIMPER. l Löcher in den farblosen Zellen. Die letzteren sind hier auf ihren Innenflächen mit ringförmigen Verdickungen versehen. a die chlorophyllhaltigen Zellen, b die leeren.

Die männlichen Blüthenzweige nähern sich, wie schon oben hervorgehoben wurde, denen der Lebermoose, indem die Antheridien nicht am Gipfel der

[1]) Die Einzelnheiten dieses Vorgangs sind nicht bekannt.

Achse zusammengedrängt sind, sondern einzeln, kätzchenartig an dem Aste stehen. Die männlichen Blüthenzweige schliessen auch nach der Production von Antheridien ihr Wachsthum nicht ab, sondern die Endknospe derselben entwickelt sich weiter zu einem peitschenartigen Spross. Es sind die männlichen Zweige meist kenntlich durch die lebhaftere Färbung ihrer Blätter und dadurch, dass dieselben dicht schindelig über einander gelegt sind. Die männlichen Aeste sind nicht in der dicken Endknospe des Hauptstämmchens, sondern stehen am Jahrestrieb zerstreut. Die Antheridien sind kugelige, auf einem ziemlich langen, dünnen Stiele stehenden Körper, die — wie die Aeste — jeweils neben einem Blatte inserirt sind,[1]) dabei werden aber nicht wie bei den Aesten bestimmte Blätter übersprungen, sondern durch eine gewisse Zahl von Umgängen steht neben jedem Blatt ein Antheridium. Es entwickeln sich die Antheridienanlagen auch aus Zellen, deren Lage mit der der Astmutterzellen übereinstimmt, bezüglich der Zellenfolge mag auf LEITGEB's citirte Abhandlung verwiesen werden. Die reifen Antheridien öffnen sich, indem die Wand des Antheridiums an dessen Scheitel sich in einige Lappen spaltet, die sich zurückbiegen, und so das Antheridium öffnen.

Die weiblichen Blüthenäste schliessen, im Gegensatze zu den männlichen ihr Wachsthum mit der Production von Archegonien ab, denn schon das erste Archegonium geht aus der Scheitelzelle des Blüthensprosses hervor, ihm folgen gewöhnlich mehrere seitlich stehende (Fig. 19). Zelltheilungsfolge und Differenzirung des Archespors im Embryo sind oben schon, im Vergleich mit den übrigen Formen behandelt worden, hier sollen also nur die gröberen Entwicklungsverhältnisse desselben geschildert werden. Wie WALDNER (a. a. O., pag. 596) angiebt, sind die befruchtete Eizelle sowohl als fortgeschrittene Embryonen stets von einer hyalinen, coagulirten Schleimmasse umgeben, die Proteïnreaction zeigt und in dünnen Fortsatz ausgezogen ist, der in den Archegonienhals so weit hineinreicht als derselbe nicht gebräunt ist. Diese Schleimmasse enthält ursprünglich jedenfalls die protoplasmatischen Bestandtheile der Halskanalzellen, später die der Zellen des weiblichen Blüthenzweigs, welche der heranwachsende Embryo auflöst. Dieser wird zuerst zu einem lang birnförmigen dann oblongen Körper, der sich nur bis zu einem gewissen Grade im Archegonienbauch entwickelt. Dann bohrt er sich in das weiche Zellgewebe des angeschwollenen Archegonienfusses ein, tritt durch denselben hindurch und gelangt so in das Innere des Fruchtbodens, d. h. den Theil des Fruchtastes, welchem das Archegonium aufsitzt. Er löst dabei die Zellen derselben auf und resorbirt dieselben. Der Fuss des Embryo dehnt sich dann bedeutend und das Gewebe des Fruchtbodens, dem er eingesenkt ist, folgt dieser Verbreiterung (Fig. 21). Auch der obere Theil des Embryos verbreitert sich und so differenzirt sich in demselben das Archespor (Fig. 21), das sich in eine Anzahl von Zellschichten, die Mutterzellen der Sporen theilt. Jede derselben theilt sich, wie gewöhnlich, in vier Sporen, die von kugeliger tetraedischer Gestalt sind. — Räthselhafte Bildungen sind die in besonders kleinen Sporogonien gebildeten kleinen Sporen, die zu 16 kugelig zusammen

[1]) SCHIMPER spricht auch (a. a. O., pag. 25) von »Paraphysen, welche die Antheridien umgeben« und die äusserst dünne, weiche, gegliederte verzweigte Fäden bilden, denen er die Function zuschreibt, den Antheridien die nöthige Feuchtigkeit zuzuführen. Hier wie bei den Archegonien, wo er ähnliche Bildungen beschreibt, sind dieselben aber Pilzfäden. Da diese natürlich auch fehlen können, so erklärt sich daraus, warum LEITGEB (a. a. O. pag. 17 des Sep.-Abdr.) mittheilt, dass er nie diese Paraphysen gesehen habe.

hängen. Sie keimen nicht, und es liegt nahe, hier an Deformationen durch Pilze zu denken, sie bedürfen aber noch näherer Untersuchung. Eine Haube im Sinne der anderen Laubmoose findet sich hier nicht, vielmehr zerreist das Archegonium und die aus Zellschichten des Fruchtbodens bestehende Hülle unregelmässig beim weiteren Wachsthum des Sporogoniums. Der kurze Kapselstiel streckt sich indess auch bei der Fruchtreife nicht, oder doch höchstens so wenig, dass diese Streckung eben hinreicht, um die Calyptra zu zerreissen. Die Kapseln stehen aber trotzdem auf einem Stiele, den man bei oberflächlicher Befruchtung für einen Kapselstiel halten könnte. Er ist dies aber nur physiologisch, nicht morphologisch, denn er entsteht durch Streckung und stielähnliche Ausbildung des oberen Theiles des Fruchtastes. Die Kapseln öffnen sich, indem der obere Theil derselben als Deckel abfällt.

Auf die wichtige Rolle, welche die Sphagnaceen im Haushalt der Natur spielen, mag hier nur kurz hingewiesen werden. Sie sind bekanntlich die wichtigsten Gewächse der Torfmoore, und ihre mehr oder weniger verwitterten Reste bilden oft auch die Hauptbestandtheile des Torfes. Sie verlangen, wie dies aus ihrer ganzen Organisation hervorgeht, zu ihrem Gedeihen hauptsächlich Feuchtigkeit, wachsen aber in feuchter Gebirgsluft auch an Stellen mit relativ trockenem Boden. Am üppigsten aber gedeihen sie an Stellen, wo eine undurchlässige Bodenschicht eine Wasseransammlung bedingt. Hier bilden sie bald eine dichte Decke, auf der sich dann auch andere Moose, wie *Dicranum Schraderi* und *Polytrichum strictum* ansiedeln, welche die festeren Stellen der Moordecke bezeichnen.

2. Die Andreaeaceen unterscheiden sich von den Sphagneen auffallend durch ihren Habitus, es sind kleine, schwärzliche, felsenbewohnende Moose, in ihrem Habitus mit den anderen Laubmoosen durchaus übereinstimmend. Die Kenntniss ihrer entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse verdankt man einer vortrefflichen Arbeit von E. Kühn.[1] Die anatomische Struktur von Blatt und Stamm sind sehr einfach, jene Complikationen, die sich bei *Sphagnum* finden, fehlen hier also, die Blätter besitzen bei *Andreaea petrophila* keine Mittelrippe, die aber bei anderen Formen *(A. rupestris, crassinervis etc.)* oft in starker Ausbildung vorhanden ist. Das Stämmchen zeigt nur insofern eine Gewebedifferenzirung, als die peripherischen Zellen engere Lumina haben.

Die Antheridien nehmen hier, abweichend von *Sphagnum* und in Uebereinstimmung mit den anderen Laubmoosen den Scheitel der männlichen Zweige ein, sie sind untermischt mit Paraphysen. Die Antheridien öffnen sich, indem die Wand an ihrem Scheitel sich in mehrere Lappen spaltet, und so die in Schleim gebettete Spermatozoïdenmasse austreten lässt. Auch die Archegonienbildung stimmt mit der der übrigen Laubmoose überein, nur dass der Archegonienhals hier ein besonders lang andauerndes Spitzenwachsthum zeigt. Die Zelltheilungsfolge im Embryo stimmt mit der der Bryineen überein, d. h. derselbe besitzt eine zweischneidige Scheitelzelle. Dagegen stimmt die Gestalt des Archespors mit der von *Sphagnum* überein: es ist wie dort eine kuppelförmig gewölbte Zellschicht, die also von der Columella nicht durchsetzt wird, sie wird aber wie bei den Bryineen vom »Grundquadrat«, also vom Endothecium gebildet. Der reifen Kapsel sitzt die abgerissene Calyptra als zartes Mützchen auf. Die Art und Weise, wie sich die Kapsel öffnet, weicht von dem sonst für die Laubmoose Bekannten ab, und

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen, in Schenk und Lürssen, Mitth. aus dem Gesammtgeb. der Bot. Bd. I. Man vergl. auch Berggren, studier öfver Mossornas byggrad och utveckling. I. Andreaeaceae. Lund 1868.

erinnert sehr an die Lebermoose. Es bilden sich nämlich in der Kapselwand vier Spalten, welche den Sporen den Durchtritt gestatten, sie sind aber nur bei trockener Witterung offen, bei feuchter legen sie sich mit ihren Rändern wieder aneinander, ganz ähnlich, wie die Peristome mancher höheren Moose. Dass die Verbreitung der Sporen dadurch begünstigt wird, dass dieselben nur bei trockenem Wetter austreten, wo sie mehr Aussicht haben durch Luftströmungen weggeführt zu werden, ist klar. Die Stellen, an welchen die Spalten in der Kapselwand entstehen, sind schon vor dem Auftreten der ersteren daran kenntlich, dass in vier Zellreihen, die in der Richtung der Diagonalen des »Grundquadrates« liegen, die Verdickung der Zellwände unterbleibt, die sonst bei den Zellen der Kapselwandung eintritt. Diese Eigenthümlichkeit erinnert an das Aufspringen der Jungermannieenkapseln mit vier Klappen. — Wie bei den Sphagnen bleibt auch hier der eigentliche Sporogoniumstiel kurz, und seine Funktion wird übernommen durch ein ganz ähnlich wie dort entstehendes Pseudopodium, jene stielförmige Verlängerung der Archegonien tragenden Achse, die wir als Parallelbildung mit dem Infloreszenzstiel der Marchantien bezeichnet haben. — Und auch eine weitere Eigenthümlichkeit theilen die Andreaceen mit den Sphagnen: die Bildung eines flächenförmigen Protonemas. Dasselbe ist, im Vergleich mit den andern Formen, schon oben geschildert worden, hier erübrigt nur noch hinzuzufügen, dass auch die Rhizoïden des Stämmchens ganz ähnliche Ausbildung zeigen wie das Protonema, es sind hyaline, später gebräunte Zellfäden mit schiefen Querwänden. In den später auftretenden Rhizoïden treten aber auch Längswände auf, sie werden zu bandförmigen Verbreiterungen, die sich dicht dem Gestein anschmiegen, und auch ihrerseits befähigt sind neue Pflänzchen zu produciren.

Die Andreaeaceen bilden also einerseits eine Uebergangsform zwischen Sphagnaceen und den andern Laubmoosen (Sphagnaceencharaktere sind: Pseudopodium, Form des Archespors, und gröberer Bau des Sporogoniums; mit den anderen Laubmoosen stimmen überein: die Stellung und Entwicklung der Antheridien, anatomischer Bau und Verzweigung des Stammes, Zellanordnung des Embryos, deutliche Ausbildung der *Calyptra* als Mütze), andererseits besitzen sie in dem Aufspringen der Kapsel einen Lebermooscharakter, wie die *Sphagna* einen solchen in der Ausbildung ihrer Antheridienstände, die *Phascacea (Archidium)* der des Archespors besitzen: es sind also die mit den Lebermoosen überein stimmenden Charaktere auf verschiedene Gruppen vertheilt.

II. Bryineenreihe.

1. Die Phascaceen, kleine, meist einjährige, Moose unterscheiden sich von der Hauptmasse der Bryineenreihe dadurch, dass die Kapsel sich nicht mit einem abfallenden Deckel öffnet (vergl. auch *Sphagnum*) sondern geschlossen bleibt. Die Sporen werden also erst durch Verwitterung der Kapselwand frei. Hierher gehört noch das durch seine Sporogonentwicklung merkwürdige Archidium[1], in welchem eine Sonderung des Endotheciums in Archespor und Columella nicht stattfindet, sondern einzelne Zellen desselben (1—7) von wechselnder Lage und Zahl zu Sporenmutterzellen werden und die andern verdrängen, es füllen also 4—28 Sporen, die sich durch ihre Grösse auszeichnen, den Kapselraum aus.

[1]) Vergl. HOFMEISTER, Ber. der k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1854 und LEITGEB's Berichtigungen dazu in der Abhandlung: Das Sporogon von Archidium. Sitzb. der Wiener Akad. Bd. LXXX. 1. Abth. 1879.

Es wurde oben schon hervorgehoben, dass Archidium durch seine Sporogonentwicklung an die Lebermoose anknüpft, und es ist dies auch bezüglich eines anderen Umstandes der Fall. Archidium besitzt nämlich keine Calyptra (s. *Sphagnum)* d. h. der Archegonienbauch wächst eine Zeitlang mit, wird dann aber vom heranwachsenden Sporogonium gesprengt, nicht als Mütze emporgehoben. Der Stiel bleibt kurz und an seinem Ende fussförmig angeschwollen. Die Sporogonentwicklung und Ausbildung der übrigen Phascaceen stimmt mit Ausnahme des Geschlossenbleibens der Kapseln (weshalb sie auch als Cleistocarpi den Stegocarpi gegenübergestellt werden), mit der der Bryineen im engern Sinn überein.

2. Die Bryineen (i. e. S.) umfassen bei weitem die Mehrzahl aller Moosarten, woraus sich von selbst ergiebt, dass die Angehörigen dieser Abtheilung von verschiedenster Grösse und Ausbildung sind. Ihre morphologischen (vergl. z. B. *Schistostega, Fissidens)* und anatomischen Eigenthümlichkeiten (so z. B. *Polytrichum)* haben wir schon oben besprochen, ebenso die Keimungserscheinungen und die Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung z. B. *Aulacomnium, Tetraphis, Bryum, Barbula* etc. Auch die Sporogonentwicklung ist oben vergleichend dargestellt, so dass wir uns hier nur noch mit dem Bau der reifen Sporogonien zu befassen haben. — Die Theile des Sporogoniums sind der hier immer vorhandene, grössere oder kleinere Stiel (Seta), die Kapsel und auf ihr die Calyptra. Der Theil des Stiels, welcher in die Kapsel übergeht, wird als Apophyse bezeichnet, die bei den Splachnaceen besonders stark entwickelt, und breiter als die Kapsel ist. Die Apophyse besitzt fast immer wie die Kapselepidermis Spaltöffnungen. Die Calyptra hat sehr verschiedene, in der Systematik verwerthete Formen, wir verweisen auf die Abbildungen Fig. 24 und Fig. 26, wo sie in einem Fall spitz kegelförmig, (bei *Conomitrium)* im andern halbseitig geschlitzt *(Funaria)* ist. Bei *Orthotrichum* und *Polytrichum* u. a. ist sie mit Haaren bedeckt, die natürlich erst nach der Befruchtung entstanden. Was nun den Bau der Kapsel betrifft, so tritt in derselben schon frühe ein ringförmiger Intercellularraum auf, welcher die zwei bis drei innersten, also dem Archespor angrenzenden Schichten des Amphitheciums von den äusseren trennt. Die ersteren also, die zwischen Intercellularraum und Archespor liegen-Zellschichten, werden als äusserer Sporensack bezeichnet, die dem Archespor nach innen zu angrenzende Zellschicht als innerer Sporensack. Der Intercellularraum wird meist von grünen Zellfäden durchsetzt, welche den äusseren Sporensack mit den Zellschichten der Wand verbinden (vergl. Fig. 26 h). Es fehlt dieser Intercellularraum bei den Sporogonien der Sphagnaceen und den Andreaeaceen, dagegen besitzen ihn die der Phascaceen. Die Complicationen im Bau der Sporogonien beziehen sich nun namentlich auf die Einrichtungen zum Oeffnen der Kapsel und zur Ausstreuung der Sporen. Der Deckel *(operculum*

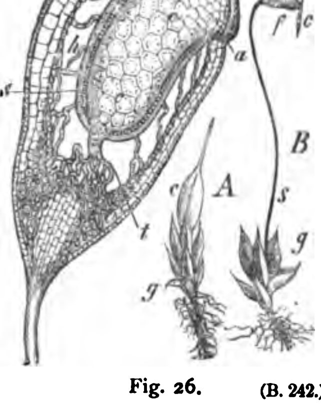
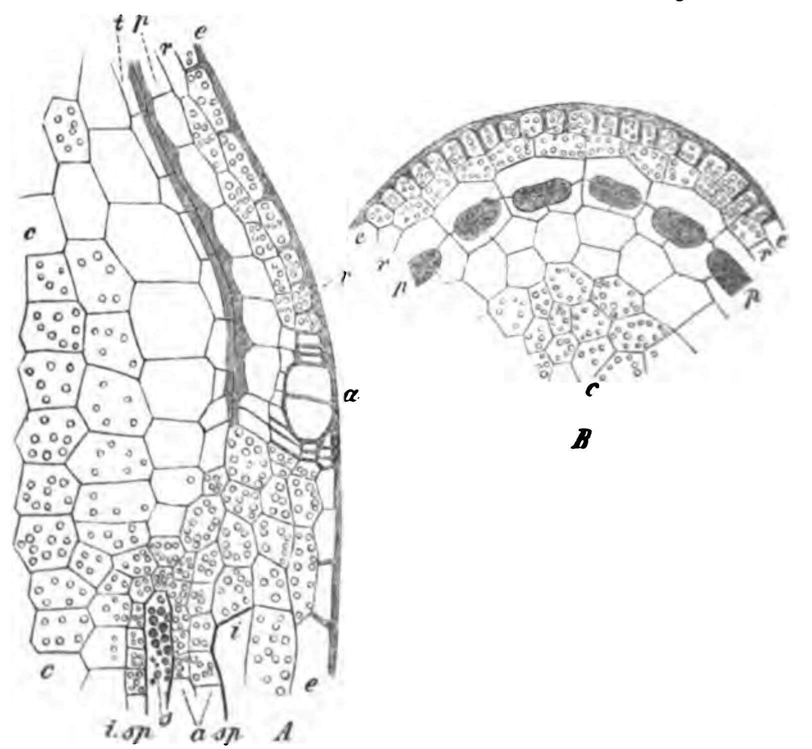


Fig. 26. (B. 242.)

(Nach SACHS) *Funaria hygrometrica.* A ein belaubtes Stämmchen g mit der Calyptra c; B eine Pflanze g mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta (Stiel) s, Kapsel f, Calyptra c. C symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel. d Deckel, p Peristom, cc Columella, h Luftraum, s Archespor.

wird immer abgeworfen[1]). Dies geschieht entweder dadurch, dass eine oder mehrere übereinander liegende zwischen Kaspel und Deckel befindliche Zell-schicht sich als Ring *(annulus)* ausbildet, dessen Zellwände verdickt werden und theilweise quellen, wobei sich der Ring ablöst, und so Deckel und Kapsel von einander trennt[2]). Oder in einfacheren Fällen bleibt einfach eine ringförmige Zone von Epidermiszellen der Kapsel dünnwandig (vergl. analoge Erscheinungen bei *Sphagnum* und *Andreaea)* und zerreisst dann beim Austrocknen derselben. Ist der Deckel abgeworfen so erscheint in den allermeisten Fällen der Rand der geöffneten Kapsel mit einem einfachen oder doppelten Ring von zahnförmigen Bildungen besetzt, die als Peristom bezeichnet werden. Es giebt aber auch



(B. 248.) Fig. 27.

Anacalypta rubella KÜHN. *(Weissia curvirostra).* A ein Theil eines Längs-, B eines Querschnittes durch die ausgewachsene Kapsel. Nach LANTZIUS-BENNIGER. ee Epidermis a Ring, i Intercellularraum im Amphithecium zwischen der Kapselwand und dem Sporensack, isp innerer, asp äusserer Sporensack, rr Zellenschicht, welche die Schicht der Peristomzellen nach aussen hin begrenzt, cc Centrum der Kapsel (Columella etc.) pp Peristom.

Formen, z. B. *Gymnostomum*, *Hymenostomum*, die kein Peristom besitzen. Bei *Hymenostomum* ist aber die Kapsel trotzdem nicht offen, sondern verschlossen dadurch, dass sich die Columella nach oben verbreitert, und so eine die Kapsel-öffnung überdachende Haut *(»Hymenium«)* bildet, durch deren Risse die Sporen

[1]) Der Uebergang von kleistokarpen (»holokarpen«) Bryineen zu den stegokarpen ist ebenfalls ein durchaus nicht schroffer. In der zu den letztern gehörigen Gattung *Systegium* pflegt der Deckel bei *Systegium crispum* nicht abzufallen, und das geschieht zuweilen auch den andern Arten dieser Gattung, wo er gewöhnlich abfällt.

[2]) Die Mechanik dieses Vorgangs bedarf noch der Untersuchung.

in's Freie gelangen. In einfachster Weise tritt das Peristom auf bei *Tetraphis*[1]). Hier fällt die Epidermis des obern, conischen Theils der Kapsel als Deckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äussere Schichten dickwandig sind, kreuzweise in vier Lappen sich spaltet«, welche das Peristom bilden. — Während aber die einzelnen Zähne desselben hier aus Zellcomplexen bestehen, ist die Entstehung derselben in den übrigen Fällen eine ganz andere, hier sind die Zähne des Peristoms nichts anderes, als verdickte Trümmer von Zellmembranen, deren unverdickte Theile zu Grunde gegangen, zerrissen sind. In Fig. 27 ist ein Theil eines Längs- und eines Querschnitts durch eine Mooskapsel dargestellt, welche die oben besprochenen Verhältnisse erläutern werden. Wie der Querschnitt Fig. 27 B zeigt, geht ein einzelner Peristomzahn hier hervor aus der Verdickung von Wandstücken von drei aneinander stossenden Zellen, und da dies bei einer ganzen Anzahl über einander gelagerter Zellen geschieht, so erreicht der einzelne Peristomzahn eine relativ beträchtliche Länge, die unverdickt gebliebenen Stellen der Membranen aber gehen zu Grunde, dadurch werden die einzelnen Peristomzähne von einander isolirt. Würde auch in einer von der Zellschicht p aus weiter nach innen gelegenen Partie eine ähnliche partielle Wandverdickung eingetreten sein, so wäre das Peristom ein doppeltes. Die Zähne (*»Cilien«*) des inneren Peristoms alterniren dann mit denen des äusseren, sind denselben aber an Zahl nicht immer gleich. Bei *Buxbaumia* und *Diphyscium* zerfällt es nicht in Zähne, sondern stellt eine gefaltete Haut dar. In anderen Fällen bildet das innere Peristom ein Gitterwerk (*Fontinalis antipyretica*) etc. Die Zahl der Peristomzähne ist immer 4 oder ein Multiplum von vier, z. B. 8 bei *Octoblepharum* und einigen *Splachnum*-Arten 16 bei *Orthotrichum, Grimmia, Bryum, Hypnum,* 64 bei den meisten *Polytrichum*-Arten. Die Peristomzähne sind sehr hygroskopisch, ihre Function ist hauptsächlich die, bei feuchtem und nassem Wetter die Oeffnung der Kapselurne zu verschliessen, und so ein Austreten der Sporen zu verhindern (vergl. *Andreaea)*. Es wird so einerseits ein Eindringen von Feuchtigkeit in die Kaspel und dadurch veranlasstes Keimen der Sporen verhindert, andrerseits ist es den letztern selbst unmöglich gemacht, unter Umständen, die für ihre weitere Verbreitung ungünstig sind, die Kapsel zu verlassen. Bei trockenem Wetter dagegen krümmen sich die Peristomzähne zurück, und gestatten so dem Sporenstaub den Austritt. — Die Columella pflegt nach der Bildung der Sporen zu verschrumpfen, so dass die Kapsel ganz von Sporen erfüllt erscheint.

Der Zweck[2]), die Sporen in der geöffneten Kapsel vor dem Zutritt von Feuchtigkeit zu schützen, wird in andern Fällen noch durch andere, etwas complicirtere Einrichtungen erreicht. So bei den Polytrichaceen. Hier ist die Oeffnung der Kapsel überdacht von einer Platte, dem »Epiphragma«, welches getragen ist von den (32—64) Zähnen, die hier also nicht frei endigen. Sie bestehen hier aber nicht, wie in der Mehrzahl der Fälle aus verdickten Membranstücken, sondern aus hufeisenförmigen Bündeln verdickter Faserzellen. Ohne Zweifel werden auch hier bei Feuchtigkeit die Zwischenräume zwischen den Zähnen geschlossen, und so der Sporenaustritt verhindert.

Der Bau des Stieles, der Seta, sei hier noch kurz berührt. Er gleicht im All-

---

[1]) Vergl. LANTZIUS-BENINGA, Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel. Bot. Zeit. 1847, pag. 17 mit 1 Taf.; und Nova acta Ac. Leop.-Carol. 1856. Mit 11 Tafeln.

[2]) Man gestatte der Kürze halber diese Bezeichnung!

gemeinen dem des Stämmchens, hat aber einen Centralcylinder unverdickter Zellen auch bei den Formen, wo derselbe dem Stämmchen fehlt. Bei den Phascaceen bleibt der Stiel weich, die Kapsel pflegt von ihm abzufallen, um dann zu verwittern, bei den Bryineen (s. u.) dagegen, wo die Sporen ausgestreut werden, nimmt der Stiel einen wesentlichen Antheil an dieser Thätigkeit, er wird zu einem elastischen Träger (der nicht selten auch Torsionen zeigt), und vermöge dieser Eigenschaft die Sporenausstreuung sehr erleichtert. — Es findet also wie auch aus dem kurzen eben gegebenen Ueberblick hervorgeht in der Ausbildung der Sporogonien auch innerhalb der Bryineenreihe eine ziemliche Mannigfaltigkeit statt, die einfachen cleistocarpen Phascaceen, mit geschlossen bleibenden Sporogonien sind aber durch *Systegium*, *Tetraphis* etc. mit den höchst ausgebildeten Sporogonien der Polytrichaceen verknüpft, ebenso wie in der Jungermannienreihe ganz allmähliche Uebergänge von den Anelatereen zu den Elatereen sich finden. Auch bei den Sporogonien also haben wir eine zusammenhängende Entwicklungsreihe vor uns.

Rückblick. Ueberblicken wir am Schlusse noch einmal die geschilderte Pflanzengruppe, so ist zunächst zu betonen, dass Laub- und Lebermoose, so differente Formen sie auch scheinbar umfassen, doch zwei in sich zusammenhängende Entwicklungsreihen darsteilen, und zwar Reihen, die so viel Gemeinsames zeigen, dass sie als Zweige eines Stammes aufgefasst werden müssen, dessen hypothetischen Eigenschaften die niederen Lebermoose noch am nächsten stehen. Innerhalb jeder Reihe hat dann eine divergente Entwicklung in einzelne Gruppen stattgefunden, deren wir bei den Lebermoosen zwei (Marchantiaceen und Jungermanniaceen) bei den Laubmoosen drei (*Sphagna*, Andreaeaceen und Bryineen im weitern Sinn) unterschieden haben.

Der Anschluss an die Thallophyten bietet nur insofern Schwierigkeit, als wir dort dem Moossporogonium entsprechende Gebilde nicht in derselben Weise antreffen. Allein es giebt, wie die seit PRINGSHEIM's[1]) Untersuchungen oft citirte *Coleochaete* zeigt, doch Formen, bei welchen Früchte auftreten, die sich von den einfachsten Moosfrüchten wenig unterscheiden. Bei *Coleochaete* geht aus dem befruchteten Ei (vergl. Bd. II. pag. 249 ff. dieses Handbuches) aus der überwinterten Oospore ein Gewebekörper hervor, welcher sich nur dadurch von dem Sporogon von *Riccia* unterscheidet, dass der Inhalt seiner Zellen je eine Zoospore bildet, und dass die übrigens bald resorbirte Wandschicht des Ricciasporogons hier nicht gebildet wird, ist die Oospore hier doch umhüllt von einer Rinde von Thallusfäden. Auch Spermatozoiden und Eier fanden wir bei den Chlorophyceen (denn nur um diese kann es sich hier handeln) wieder, wie z. B. *Chara* zeigt, und dass die Moosarchegonien nur etwas complicirtere Oogonien sind, haben wir oben schon betont. Auf die Habitusähnlichkeit, welche die Oogonien von *Coleochaete* mit Archegonien zeigen, wollen wir hierbei allerdings

---

[1]) Jahrb. für wissensch. Bot. II. pag. 1—36. PRINGSHEIM hat in den citirten Abhandlungen die Bedeutung der von ihm entdeckten Thatsachen ausdrücklich hervorgehoben (l. c. pag 21). Neuerdings ist dieser Forscher zu einer Auffassung des Generationswechsels gelangt (Ueber den Generationswechsel der Thallophyten und seinen Anschluss an den Generationswechsel der Moose. Monatsber. der Berl. Akad. 1876), in welcher ich ihm nicht zu folgen vermag. Unstreitig hat man das Generationswechselschema oft zu weit getrieben, aber zwingende Gründe, die alte Auffassung zu verlassen, scheinen mir für die Muscineen nicht vorzuliegen. Da eine Darstellung der Anschauung PRINGSHEIM's hier zu weit führen würde, muss ich auf das Original verweisen.

keinen besonderen Werth legen, um so mehr als der Befruchtungsakt von *Coleochaete* immer noch der Aufklärung im Einzelnen harrt.

Dagegen bilden die Muscineen eine Gruppe, die sich nach oben nicht direkt fortsetzt, sondern blind endigt. So viel Mühe man sich auch gegeben hat, zwischen Muscineen und den übrigen Archegoniaten, den »Gefässkryptogamen« (Pteridophyten) engere Anknüpfungspunkte zu finden, so wenig Resultate haben bei eingehenderer Prüfung diese Bemühungen gehabt. Dass Moossporogonien und die sporenerzeugenden Farnpflanzen, Farnprothallien und Geschlechtliche Moospflanze analoge Gebilde sind, das ist eine seit HOFMEISTER's bahnbrechenden Untersuchungen unbestrittene Thatsache. Darüber hinaus ist man aber meiner Ansicht nach auch nicht gekommen, man wird den Anknüpfungspunkt der Pteridophyten anderswo zu suchen haben, als bei den Muscineen, bei Formen, die Lebermoosen ähnlich gewesen sein mögen, deren ungeschlechtliche Generationen aber von Anfang an einen anderen Entwicklungsgang eingeschlagen hat. Vor Allem ist an relativ so hoch entwickelte Formen wie die Laubmoose nicht zu denken. Wir müssen uns also damit begnügen zu constatiren, dass die Kluft zwischen Moosen und Pteridophyten die tiefste ist, die wir im Pflanzenreich kennen, sie wird dadurch nicht geringer, dass man sie mit Hypothesen und Deutungen überbrückt. Dagegen bieten die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Muscineengruppe heute ein um so befriedigenderes Bild. Die Kenntniss dieser Beziehungen, welche im Einzelnen ja noch vielfach geklärt und bereichert werden mag, verdankt man einzig und allein den eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, vor Allem von HOFMEISTER, SCHIMPER, NAEGELI und LEITGEB, deren Resultate vielfach durch die oben citirten Abhandlungen anderer Forscher, namentlich bezüglich der Embryoentwicklung ergänzt worden sind.

Die Bacillariaceen (Diatomaceen)

von

E. Pfitzer.

I. Das Vorkommen und äussere Ansehen der Bacillariaceen.

In der Natur liegt noch heute alles, was sich nicht unmittelbar mit Händen greifen lässt, selbst den gebildeten Kreisen »meilenfern« und so wird auch nur wenigen nicht speziell naturwissenschaftlich gebildeten Lesern überhaupt der Namen der Bacillariaceen oder Diatomaceen bekannt sein. Handelt es sich doch hier fast ausschliesslich um mikroskopisch kleine Wesen, welche auch der Wissenschaft erst im Anfang des vorigen Jahrhunderts zugänglich zu werden anfingen. Im Jahre 1702 beobachtete wohl LEEUWENHOEK[1]) die erste zu dieser Gruppe gehörige Art (*Synedra Ulna* EHRBG.), als feine auf Süsswasserpflanzen sitzende Stäbchen, 1754 BAKER[2]) als »Haferthier« die erste frei lebende *Navicula* und erst die gleitenden Bewegungen, welche O. F. MÜLLER[3]) 1782 an der *Bacillaria paradoxa* sah, gaben der ganzen Gruppe ein physiologisches Interesse. Alle genaueren Kenntnisse aber stammen aus unserem Jahrhundert, in welchem nach vorbereitenden Arbeiten von NITZSCH[4]), LYNGBYE[5]), AGARDH[6]) u. a. namentlich EHRENBERG[7]) und KÜTZING[8]) die Aufmerksamkeit auf diese kleinen Wesen lenkten, die von dem ersteren dem Thierreich, von dem letzteren mit besserem Recht der Pflanzenwelt zugezählt wurden. Die ungewöhnliche Zierlichkeit der Gestalt und die Jahrtausende überdauernde Festigkeit ihrer Zellhüllen erwarb dann rasch den Bacillariaceen Bewunderer und thätige Forscher und so giebt es heute wohl kaum eine Abtheilung mikroskopischer Organismen, welche auch ausserhalb des Kreises der eigentlichen Fachmänner soviele Freunde zählte; gerade einige der ausgezeichnetsten Kenner dieses Gebiets sind Techniker, Geistliche, Juristen, Kaufleute u. s. w.

Nur sehr wenige der in Rede stehenden Organismen haben Dimensionen, welche dem unbewaffneten Auge sie einzeln wahrzunehmen gestatten. Die das

---

1) Philosophical Transactions. 1703. Fig. 8. L. K.

2) Beiträge z. nützl. Gebrauch d. Mikroskops. pag. 315. T. X. Fig. 7.

3) Kleine Schriften herausg. v. GÖZE I. T. 1. Fig. 1—8.

4) Beiträge zur Infusorienkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bacillarien. 1817.

5) Tentamen Hydrophytologiae Danicae. 1819.

6) Systema Algarum. 1824. Conspectus criticus Diatomacearum. 1830—32.

7) Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. 1838. Mikrogeologie. 1854 und zahlreiche kleinere Schriften in den Abhandl. u. Monatsberichten d. Berlin. Akademie.

8) Synopsis Diatomearum. 1833. Die kieselschaligen Bacillarien. 1844.

Süsswasser bewohnenden Arten erreichen nur ganz selten eine Länge von ¼ Millim., meistens sind sie viel kleiner. Im Meere, namentlich unter den frei fluthenden pelagischen Species finden wir schon grössere: *Nitzschia spectabilis* W. Sm. und *N. scalaris* W. Sm. werden etwa 1 Millim., *Synedra Thallothrix* Cl. sogar 3 Millim. lang und sind also leicht als glitzernde Stäbchen sichtbar. Auch die cylindrischen Arten mit kreisrunden Schalen werden recht gross: man kennt pelagische *Coscinodiscus (C. Gazellae* Grun.), deren Scheibe bis fast 2 Millim. Durchmesser hat.[1]) Immerhin sind aber solche Riesen äusserst seltene Erscheinungen gegenüber der Masse winziger Formen, die erst in Menge beisammenliegend sich dem blossen Auge bemerkbar machen.

Es sind die eigenthümliche goldbraune Färbung und die schleimige Consistenz, welche dem Kenner die Anwesenheit der Bacillariaceen verrathen. Wo Süsswasser oder Meerwasser in seichten Lachen steht, ist oft deren Boden ganz bedeckt von einer schleimigen, gelbbraunen Schicht, die zahlreiche Luftblasen einzuschliessen pflegt und sich bei hochgradiger Entwicklung in breiten Lappen ablösen lässt; nicht selten werden auch solche Lappen von den aufsteigenden Gasblasen an die Wasseroberfläche emporgehoben. Ebenso finden wir oft, namentlich im Frühjahr und im Herbst, die Steine im Bette schnell fliessender Bäche und Flüsse goldbraun überzogen und das gleiche Verhalten zeigen Mühlgerinne und Mühlräder, die im Wasser eingerammten Pfähle, die Stengel der grösseren Wasserpflanzen und am Meere die Felsen zwischen der Fluth- und Ebbegrenze. Wo solche Färbungen auftreten, ist eine ungeheure Masse von Bacillariaceen vorhanden, die dann unter dem Mikroskop die ganze Zierlichkeit ihres Baues enthüllen. Aber auch wo nicht direkt die gelbbraune Färbung hervortritt, suchen wir meistens nicht vergebens. Die flachen, langsam fliessenden Ränder der Bäche, die Gräben, welche Wiesen und Torfmoore durchziehen, die Ufer grösserer See'n und Teiche zeigen auf dem Sande oder Schlamme oft nur eine graubräunliche, sehr feinkörnige und leicht bewegliche Schicht, welche vorzugsweise aus sehr fein zertheilten vegetabilischen Resten aller Art besteht — zwischen diesen lebt eine Menge interessanter Bacillariaceen, welche aber in der Masse so zerstreut sind, dass sie keine bestimmte Färbung bedingen. Ebenso bietet uns der Schlamm an seichten Stellen der Häfen oft reiche Massen davon dar, ohne dass dieselben sich durch die Färbung verriethen. Eine grosse Reihe von Formen fluthet dann auch frei im Wasser — so unter den Süsswasserformen die grossen Melosiren und in den Torfgräben die Tabellarien, deren bräunliche Fadenmassen sich von abgestorbenen Conferven namentlich dadurch unterscheiden, dass sie ausserordentlich wenig Zusammenhang haben und sich nicht wie jene in langen, festen Bündeln aus dem Wasser ziehen lassen. Bisweilen sind solche Bacillariaceenfäden auch an Steine angeheftet und fluthen im Uebrigen frei im Wasser *(Odontidium)*. Auf dem offenen Meere schwimmen frei mehrere Centimeter Durchmesser erreichende, wie gelbe Baumwolle aussehende Fadenmassen von Rhizosolenien, sowie gelbliche kleinere von *Biddulphia*-Ketten gebildete Flocken und endlich einzelne glitzernde Cylinder, die bis mehrere Fuss unter der Meeresoberfläche sichtbar sind und sich als riesige *Coscinodiscus* erweisen[2]). In den

[1]) Grunow, Neue Diatomaceen aus dem kaspischen Meere. Journ. of Royal microsc. Soc. II. pag. 677.

[2]) Vergl. Wallich, On the Distribution and Habits of the Pelagic and Freshwater free floating Diatomaceae. Ann. a. Mag. of. nat. History. 3 Series. vol. V. pag. 1.

Polarmeeren werden diese frei lebenden Formen oft so massenhaft vom Eise eingeschlossen, dass dieses durch und durch braun gefärbt erscheint.

Sehr viele Formen bedecken mit Gallertstielen oder flachen Gallertausscheidungen angeheftet die grösseren Algen, die Vaucherien, Cladophoren und fluthenden Moose des süssen Wassers; auch die Florideen der Meere zeigen oft ihren eigentlichen Farbenton ins bräunliche verändert lediglich durch die Massen der ihnen anhängenden Cocconeiden, Synedren u. s. w. Auch die Schalen der Seemuscheln sind oft von ihnen bewachsen und kommen sie auf den Austern bisweilen noch lebend im Binnenlande an.

Eine besondere Erwähnung verdienen dann diejenigen Bacillariaceen, bei welchen die von den einzelnen Zellen ausgeschiedene Gallerte die Form vielfach verzweigter Fäden annimmt, in deren Innenraum die Zellen liegen. Solche Gallertfäden kommen wohl auch im Süsswasser vor (*Encyonema, Colletonema)*, eine viel höhere Entwicklung erreichen sie aber im Meere, wo die grosse Gattung *Schizonema* ansehnliche, über einen Decimeter lange reich verzweigte Büsche bildet, die äusserlich mit manchen Tangarten Aehnlichkeit haben und lange als solche beschrieben waren, ehe man ihre Zugehörigkeit zu den Bacillariaceen erkannte. Die Festigkeit der die einzelnen Zellen einschliessenden Gallertröhren ist hier oft sehr bedeutend, so dass erst das Mikroskop die wahre Natur der bräunlichen Alge klar stellt.

Es giebt weiter eine ziemliche Menge von Bacillariaceen, die nicht eigentlich im Wasser leben, sondern mit mässig feuchten Standorten, benetzten Felsen an Wasserfällen, feuchter Erde, ja mit den ältere Bäume bekleidenden Moospolstern zufrieden sind. Als solche »terrestrische« Arten können namentlich *Orthosira mirabilis, O. spinosa, Navicula mutica, N. pusilla, Pinnularia borealis, Amphora affinis, Achnanthidium coarctatum, Nitzschia amphioxys* gelten[1]) — die letztgenannte wird man kaum jemals vergeblich in der feuchten Erde der Blumentöpfe suchen, selbst in gewöhnlicher Garten- oder Ackererde ist sie nicht selten.

Durch den Wind werden solche kleine Formen namentlich beim Austrocknen des sie enthaltenden Schlammes u. s. w. leicht fortgeführt und können dann, wenn sie ins Wasser gelangen, ihr Leben fortsetzen. So finden wir in Regentonnen, in Wassergläsern, die längere Zeit im Zimmer gestanden haben, nicht selten ganze Colonieen kleiner Nitzschien und Naviculen, die wohl nur durch den Staub in ihre neue Wohnstätte gelangt sein können. Grössere Arten kommen in dieser Weise kaum jemals vor.

Vergebens sucht man nach Bacillariaceen in sehr eisen- oder gerbstoffhaltigem, sowie in stark jauchigem Wasser. So sind z. B. die mit verwesenden Baumblättern erfüllten Lachen unserer Wälder, wenn sie keinen Zu- und Abfluss haben, meistens sehr arm daran, während sie, wenn stetig frisches Wasser zuströmt, oft schöne Stauroneiden, Surirayen und Campylodiscen enthalten.

Die bisher erwähnten Arten des Vorkommens theilen die Bacillariaceen mit anderen Algen und sind diese Fundorte auch die einzigen, welche uns lebende entwicklungsfähige Zellen darbieten. Liegt dem Beobachter aber nicht daran, die in Rede stehenden Formen lebend zu haben, genügt ihm die zierlich gestreifte Zellhaut, so kann er noch an ganz anderen Stellen nach Bacillariaceen suchen. Da das Austrocknen, selbst wenn es rasch geschieht, die Gestaltung der Zellmembran in keiner Weise verändert, so sind für den Binnenländer, dem lebende

[1]) DEBEY, Diatomées terrestres. Bull d. l. Soc. Belge d. Mikrosk.

marine Formen schwer zugänglich sind, alle aus dem Meere stammenden getrockneten Objecte reiche Fundgruben. So geben z. B. die in den Conchyliensammlungen liegenden Schalen der Seemuscheln, falls sie nicht schon sorgfältig gereinigt wurden, oft beim Abspülen seltene Arten ferner Meere: von den *Haliotis* wurden so schöne *Aulocodiscus* erhalten, während die indischen *Strombus* meistens prächtige *Campylodiscus* ergeben.[1]) Das Seegras, die getrockneten Seetange der Herbarien, namentlich auch das als »*Muscus Helminthochorton*« in den Apotheken käufliche Gewirr kleiner Tange aus dem Mittelmeer enthalten zahlreiche Formen — in dem »*Helminthochorton*« findet man sehr regelmässig schöne Biddulphien, Rhabdonemen, Grammatophoren u. s. w. Selbst die durch Kochen aus Tangen hergestellten Produkte, wie die japanische Gelatine, umschliessen noch reichliche unveränderte Bacillarien — an dem Vorkommen von marinen Arachnoidiscen wurde z. B. die Verfälschung nachgewiesen, die mit solcher Gelatine an Frucht-Gelées vorgenommen war.

Wenn es sich um die Süsswasserarten ferner Gegenden handelt, so bieten die einst schwimmenden Wasserpflanzen, die Wurzeln der Sumpfpflanzen, die in den Herbarien aufbewahrt sind, eine ergiebige Quelle für die Untersuchung — ein grosser Theil des Materials, welches Ehrenberg in seiner berühmten »Mikrogeologie« bearbeitete, war auf diesem Wege erhalten.

Wie Kützing im Jahre 1834 entdeckte, ist die Zellmembran der Bacillariaceen in so hohem Grade verkieselt, dass sie der Verwesung, selbst der Glühhitze zu widerstehen vermag und auch bei dem Verdauungsprozess kaum angegriffen wird. In Folge dessen sind die Verdauungsorgane der Schnecken und Muscheln z. B. die so massenhaft in das Binnenland importirten Seemuscheln *(Mytilus edulis)* eine reiche Fundgrube schöner Bacillariaceen und ebenso sucht man selten vergeblich nach ihnen im Darm der Krebse, der Hummern und der auf dem Meeresboden im Schlamm liegenden Plattfische (Seezungen, Schollen u. s. w.) — für pelagische Formen bieten die Mägen der Salpen vortreffliches Material. Selbst eine mehrmalige Verdauung greift die Bacillariaceen kaum an. Nachdem sie kleinen Krebsen, Salpen u. s. w. zur Nahrung gedient haben, gelangen sie wohl zunächst in den Darm der Fische und werden dann mit diesen von Seevögeln verschlungen — noch in deren vor Jahrhunderten abgelagertem Koth zeigt uns der Guano von Peru, von Californien, Bolivia, Ichaboe, von der Algoabay prächtige Meeresformen in kaum verändertem Zustande.

So widerstandsfähige Gebilde, die selbst durch die mehrfache Verzehrung seitens grösserer Thiere weder zerkleinert, noch in ihrer Substanz angegriffen werden, müssen sich dann natürlich überall anhäufen, wo grössere Wassermassen zur Ruhe gelangen. Sowohl der Meeresgrund, als der Boden unserer See'n und Teiche bedeckt sich allmählich mit solchen Resten vergangener Generationen. Dagegen sind die Angaben, dass auch in grösserer Tiefe noch **lebende** Bacillariaceen vorkommen, wohl überall abzuweisen; — schon die Abschwächung des Sonnenlichtes durch die dicken Wasserschichten muss diesen Organismen das Leben in den Abgründen der Alpenseen und der Meere unmöglich machen. Wohl aber entstehen allmählich auf dem Grunde der Gewässer ausgedehnte Lager, die neben Sand und Schlamm massenhaft die verkieselten Zellmembranen der Bacillariaceen enthalten. So stehen die Städte Berlin und Königsberg zum grossen Theil aus solchen dem Süsswasser entstammenden, stellenweise 23 Meter mächtigen Schichten,

[1]) Vergl. Recherches des Diatomées. Brébissonia. I. pag. 36.

deren im trockenen Zustande graue Massen schon durch ihr geringes specifisches Gewicht sich von Lehm oder Thon unterscheiden. Mit den Resten der Bacillariaceen mischen sich dann häufig auch die Kalkschalen kleiner Krebse und Süsswasserschnecken, der von Charen u. s. w. abgeschiedene amorphe Kalk und es entstehen auf diese Weise die mächtigen Lager von Süsswassermergeln, wie sie namentlich in der norddeutschen Tiefebene so oft vorkommen. Viele dieser Mergel enthalten zwar keine Bacillariaceen, andere aber, z. B. derjenige vom Rammer-

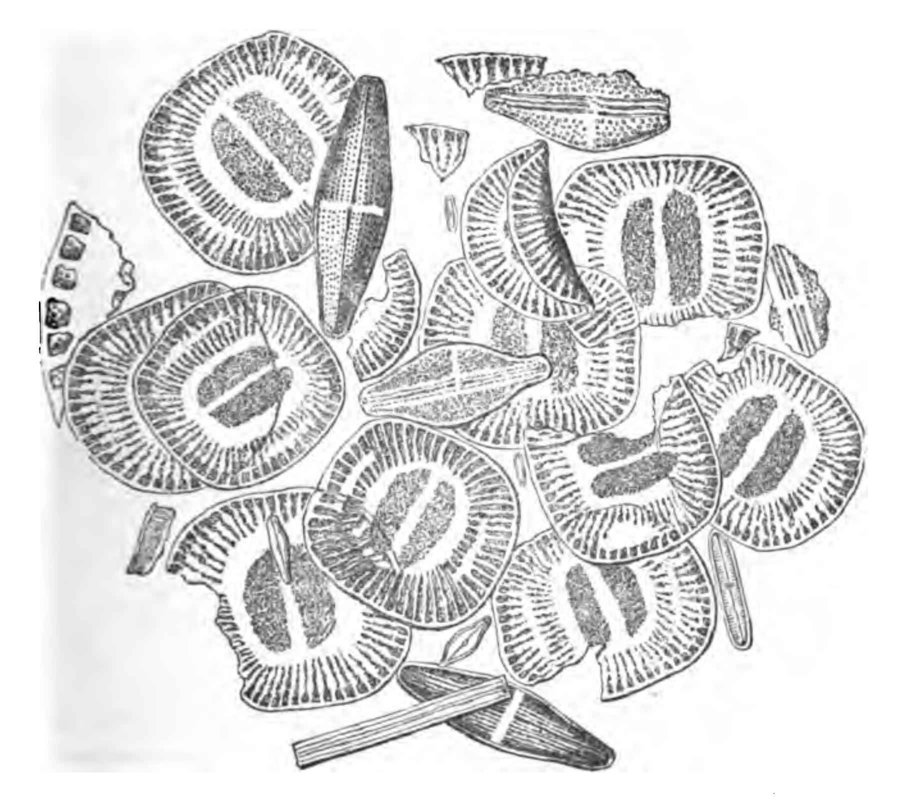


Fig. 1. (B. 244.)

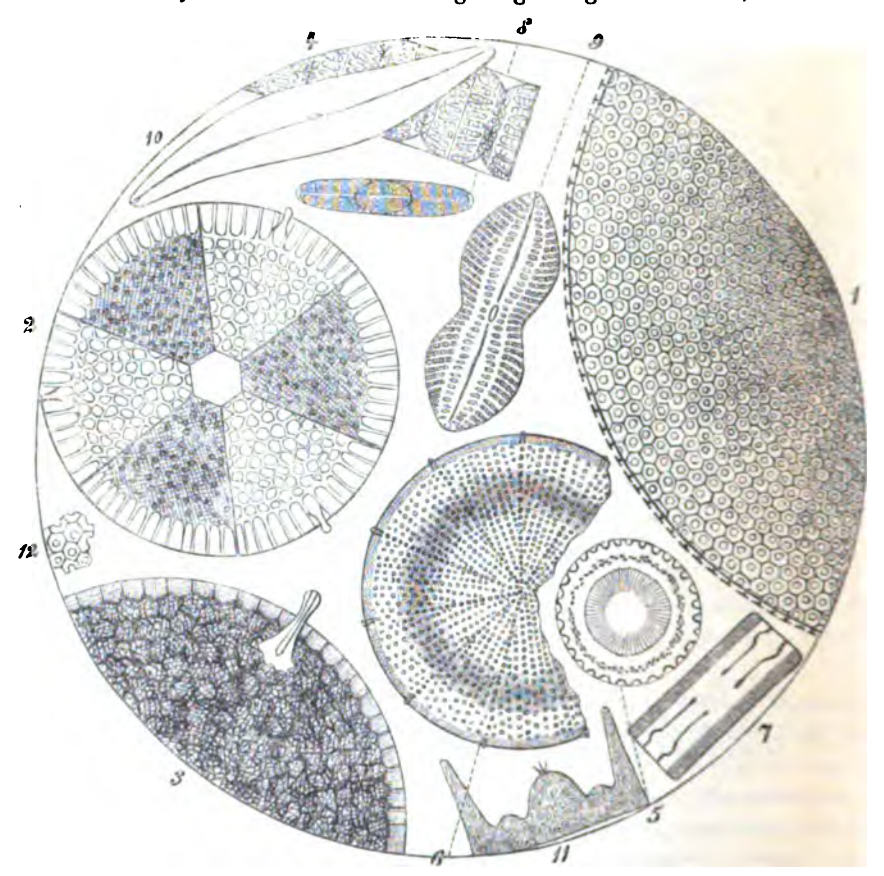
Kieselguhr von Eger in 300facher Vergrösserung nach EHRENBERG. Die runden Scheiben sind *Campylodiscus Clypeus* EHRBG., die schiffchenähnlichen Schalen *Anomoeoneis (Navicula) sculpta* PF. (in der Mitte) und *bohemica* PF. (oben und unten).

Moor bei Schwerin, von Savory bei Carthaus, Arklitten bei Gerdauen, Gr. Hubnicken in Samlande u. s. w. sind reich an zierlichen Formen, die wohl die Fluthen längst ausgetrockneter Landsee'n bevölkerten.

Besonders merkwürdig sind dann diejenigen lockeren Lager, welche fast ausschliesslich aus Bacillarieen bestehen und eine hellgraue bis rein weisse Farbe zeigen. Eine derartige Bildung wurde zuerst 1836 bei Eger entdeckt und ist eine kleine Probe davon beistehend abgebildet — später fand man noch sehr zahlreiche ähnliche Vorkommen, wie das 13 Meter mächtige Kieselguhrlager von Ebsdorf in der Lüneburger Haide, ähnliche Lager bei Santa Fiora in Toskana, die Bergmehle von Lillhagshyön und Degernfors in Finnland u. s. w. Es bleibt hier zu erklären, wodurch diese mächtigen, jetzt vielfach zur Dynamitfabrikation benutzten Massen so ausserordentlich fein blieben. Ausser den leeren Hüllen der

Bacillariaceen sind meistens nur noch die Nadeln von Süsswasserschwämmen und die ebenfalls kieseligen Reste mancher höheren Pflanzen vorhanden. Bei den rein weissen oberen Schichten des Ebsdorfer Lagers haben jedenfalls durchsickernde Wasser alles Organische vollständig zerstört;[1]) die tieferen Schichten des genannten Lagers sind viel unreiner, auch grau gefärbt. Es scheint sich hier übrigens nicht um eine auf dem Grunde eines Wasserbeckens entstandene Schicht, sondern um das Produkt einer grossen Quelle zu handeln, welche nur eben die Oberfläche nass erhielt — durch solches Verhalten wird auch die Abwesenheit von Sand erklärlich, der unter dem Lager vorhanden ist, aber nie vom Grunde her aufgewühlt wurde.

Die bisher erwähnten Ablagerungen gehören der allerjüngsten geologischen Formation an — ja im Berliner und Königsberger Lager finden wir, wo dieselben



(B. 245.) Fig. 2.

Tripelgestein von Richmond in Virginien in 300facher Vergrösserung. 1 *Coscinodiscus Gigas* Ehrbg. 2 *Actinoptychus biternarius* Ehrbg. 3 *Aulacodiscus sp.* 4 5 *Paralia marina* Heib. 6 *Actinocyclus sp.* 7 8 *Grammatophora sp.* 9 *Navicula gemina* A. S. 10 *Pleurosigma sp.* 11 *Hemiaulus sp.*

genügend zu Tage treten, um Luft und Licht ungehinderten Zutritt zu gestatten, noch lebende Formen. Aber auch ältere Schichten zeigen analoge Bildungen So erwies sich als sehr reich an Bacillariaceen der dem Diluvium zugehörige

[1]) Vergl. Ehrenberg im Journ. f. pract. Chemie. 1843. pag. 54.

Kalkmergel von Domblitten bei Zinten und aus der Tertiärformation haben wir in den Polirschiefern von Bilin in Böhmen und vom Habichtswalde bei Cassel geschichtete, weiche Gesteine, die fast ganz aus Bacillariaceen sich aufbauten. Auch im Bernstein, dem Harze untergegangener Nadelholzwaldungen der Tertiärzeit sind einige Formen gefunden worden, die vor Jahrtausenden zufällig von dem noch weichen Harz überfluthet und umschlossen wurden.

Aus derselben Periode stammen dann zahlreiche Meeresbildungen, welche uns massenhafte Bacillariaceen theils fast rein, theils untermischt mit den Kalkschalen der Polythalamien und den Kieselschalen der Radiolarien zeigen. Ruht doch die Stadt Richmond in Virginien auf einem solchen mächtigen Tripelgestein, welches fast ausschliesslich aus Bacillariaceenschalen besteht. Weitere Beispiele bieten uns zahlreiche Mergelgesteine von den Küsten des Mittelmeeres, von welchen namentlich dasjenige von Caltanisetta in Sicilien bereits lange bekannt ist, und der Tripelfels von Oran in Algier.

In der zunächst vorhergehenden geologischen Formation, in der Kreide, sind die Bacillariaceen selten, doch kommen sie immerhin in einigen ihren jüngeren Schichten zugehörigen Bildungen vor. In der Schreibkreide sucht man vergebens danach und auch alle Angaben, welche sich auf noch ältere Perioden, namentlich auf die Steinkohlenzeit beziehen, haben sich als irrig erwiesen. Wie es scheint, sind erst in dem Meere, dessen Absätze die Kreide bildeten, die ersten marinen Bacillariaceen und in der Tertiärzeit die ersten Süsswasserformen aufgetreten.

Die Zahl der Bacillariaceen, welche in unseren Mergeln und Kieselguhren begraben sind, entzieht sich jeder Darstellung. Ein neuerer Beobachter[1]) berechnet, dass durchschnittlich 8000 Stück zur Füllung eines Cubikmillimeters erforderlich sind, von den kleinsten Arten aber würden 40 Millionen auf denselben Rauminhalt gehen. Schumann[2]) findet, dass in einem Kubikfuss 3000000000000 — drei Billionen — Bacillariaceen Platz haben; da nun allein das Königsberger Lager nach Abrechnung aller Beimischungen einer reinen Bacillarienschicht von etwa einer Quadratmeile Ausdehnung und einem Fuss Dicke, also einem Rauminhalt von 576 Millionen Cubikfuss entspricht, so würden allein in ihm 576000000 × 3000000000000 Bacillariaceenhüllen vorhanden sein — es lohnt nicht die Zahl auszusprechen, da sie doch unser Fassungsvermögen übersteigt.

Die in Rede stehenden Formen bieten übrigens auch der Geologie insofern ein Hülfsmittel dar, als die echten Meeresformen niemals im Süsswasser vorkommen und umgekehrt. Es genügt also die Auffindung einiger Bacillariaceenschalen in einem Gestein, um dessen marinen oder nicht marinen Ursprung mit grosser Sicherheit festzustellen.

Nach dieser allgemeinen Orientirung über das Vorkommen und die Bedeutung der hier zu besprechenden Pflänzchen wenden wir uns nun diesen selbst genauer zu.

---

[1]) Brun, Les Diatomées des Alpes et du Jura. 1879.

[2]) Wanderungen durch Altpreussen. pag. 186.

II. Bau der Bacillariaceen.

Wir können hier die Darstellung danach gliedern, dass einmal der weiche lebendige Leib der Zelle, andererseits deren feste Membran in ihrem Bau zu schildern ist. Da der erstere entschieden das primäre, wichtigere ist, insofern derselbe seinerseits erst die Zellhaut durch Ausscheidung bildet, so erscheint es auf den ersten Blick selbstverständlich, ihn zuerst zu betrachten und erst später die feste Membran zu beschreiben. Hätten wir es bei den Bacillariaceen mit so einfachen kugeligen oder cylindrischen Zellformen zu thun, wie sie sonst im Pflanzenreich sich finden, so wäre diese Reihenfolge auch die richtige — bei den complicirten Gestaltverhältnissen aber, wie sie thatsächlich hier vorliegen, ist es nöthig vor Allem die durch die Membran bedingte starre Gesammtform der Zellen genauer kennen zu lernen und gilt dies um so mehr, als auch die Lage der weichen Inhaltskörper sich nicht ohne fortwährende Bezugnahme auf die äussere Gestalt der Zelle beschreiben lässt.

1. Die Zellhaut. Man hat vielfach irrthümlich die Membran der Bacillariaceen als einen blossen Kieselpanzer aufgefasst — schon der Umstand jedoch, dass dieselbe sich beim Erhitzen bräunt und erst bei weiterer Einwirkung der hohen Temperatur wieder farblos wird, beweist, dass die Grundlage der Membran, wie bei allen Zellhäuten, eine organische Substanz ist. Auch kann man durch Flusssäure den Kieselgehalt entfernen und behält dann die organische Grundlage als zarte biegsame Haut übrig. Diese letztere besteht ihrer Substanz nach aus einer Modification der Cellulose, welche mit Jod auch bei Einwirkung quellungserregender Körper, wie Schwefelsäure u. s. w., sowie nach vorgängiger Behandlung mit Kalilauge oder Salpetersäure und chlorsaurem Kali nur braungelb, nicht blau wird — wenigstens gelang es dem Verf. nicht, die entgegengesetzte Angabe von Weiss zu bestätigen. Die Cellulose ist durchdrungen von einer nicht genauer bekannten Siliciumverbindung, welche bald in grösserer Menge vorkommt, so dass beim Glühen ein ganz starres, sehr schwer veränderliches Kieselsäureskelet übrig bleibt, bald nur in geringer Quantität vorhanden ist, so dass die Zellhaut leicht beim Glühen sich biegt und bis zur Unkenntlichkeit verändert wird — namentlich *Rhizosolenia, Amphitropis paludosa, Podosira* zeigen das letztere Verhalten, welches wol nur zum Theil sich aus der sehr geringen Dicke ihrer Membranen erklärt; auch deren Gehalt an Alkalien wird in dieser Hinsicht nicht ohne Bedeutung sein. Dass die Kieselsäure, welche beim Glühen zurückbleibt, als solche in der Membran enthalten sei, ist durchaus nicht erwiesen und bedürfen diese Verhältnisse noch eingehenderer Untersuchung. Jedenfalls aber ist die Kieselverbindung nicht in einzelnen gröberen Partikeln eingelagert; dieselbe durchdringt vielmehr die ganze Substanz der Zellwand. Ferner bleibt noch hervorzuheben, dass die nach dem Glühen übrig bleibenden Kieselskelette ihrem Verhalten gegen Reagentien und ihren physikalischen Eigenschaften nach aus der leichter angreifbaren, amorphen Modification der Kieselsäure bestehen. Der Brechungsexponent wurde durch Beobachtung des optischen Verschwindens der Skelette in verschiedenen flüssigen Medien zu 1,434 bestimmt,[1]) was ungefähr mit dem (amorphen) Hyalin übereinstimmt, während der (krystallinische) Quarz 1,55 zeigt.

In der allgemeinen Gestaltung der Zellhaut der Bacillariaceen ist der ...

[1]) Stephenson, Monthly microsc. Journ. X. pag. 2.

Weitem hervorragendste und merkwürdigste Zug ihre Zusammensetzung aus zwei getrennten und in einander verschiebbaren Stücken. Weder bei den nächstverwandten Algengruppen, noch bei den niederen Thieren finden wir dasselbe Verhalten wieder, so dass diese Eigenschaft ganz besonders ein Kennzeichen der Bacillariaceen ist. Erst 1858 wurde diese Zweischaligkeit der Membran von WALLICH[1]) entdeckt und 1871 von dem Verf.[2]) dieser Zeilen ausführlich nachgewiesen und hat es nicht an weiteren bestätigenden Beobachtungen gefehlt. Setzt man zu frischen Bacillariaceen Kalilauge, so kann man oft sehen, wie der quellende Inhalt die beiden Zellhauthälften von einander treibt, so dass sie unter den Augen des Beobachters sich aus einander schieben und trennen.

Wir wollen diese Verhältnisse hier spezieller an einer sehr gewöhnlichen Bacillariacee, an *Pinnularia viridis* EHRBG. erörtern. Dieselbe erscheint unter dem Mikroskop entweder als eine langgezogene Ellipse, die zum grössten Theil mit zierlichen Querstreifen bedeckt ist: in diesem Falle (Schalenansicht, Nebenseite der älteren Autoren) sehen wir eine der beiden Schalen (Fig. 3 2); oder wir sehen sie als ein Rechteck mit etwas abgerundeten Ecken (Gürtelansicht, Hauptseite der älteren Schriftsteller): dann wendet uns die Zelle eine ihrer Gürtelbandseiten zu (Fig. 3 1). Nur in der letzteren Lage zeigt dieselbe ihre Zusammensetzung aus zwei Stücken. Es liegt dann rechts und links, senkrecht zur Ebene des Papiers der Abbildung je eine Schale, deren zierliche Streifen ja auch am Rande der Fig. 3 1 sichtbar sind. An diese beiden Schalen setzen sich an zwei dünne, zur Schalenfläche etwa senkrecht stehende Gürtelbänder, die im grössten Theil ihres Verlaufs der Ebene des Papiers parallel liegen, an den Zellenden aber gebogen fast senkrecht dazu stehen. Hier sieht man denn auch, wie das eine Gürtelband, in unserer Abbildung Fig. 3 1 das rechte, über das andere übergreift, und es wird gleichzeitig die Bedeutung der beiden zarten Linien klar, welche von der äussersten Begrenzung der Gürtelbänder an den Zellenden gebogen beginnend in ihrer grössten Länge gerade über die Zelle hinlaufen: dieselben sind die Ränder der in einander geschachtelten Gürtelbänder. Wir können überhaupt die ganze Zellhaut am besten mit einer gewöhnlichen, länglichen Pappschachtel vergleichen, deren ebene schmal elliptische Flächen den Schalen, deren gebogene über einander verschiebbaren Ringe den

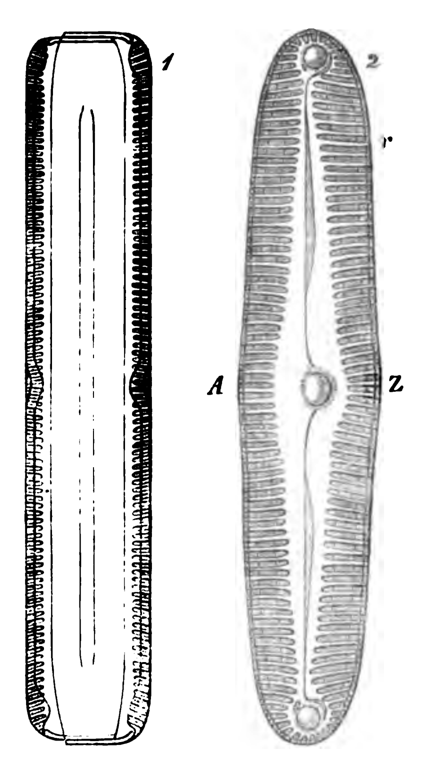


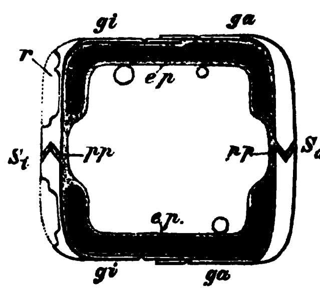
Fig. 3. (B. 246.)

Pinnularia viridis EHRBG. 1 Gürtelansicht, 2 Schalenansicht, A und Z die beiden nicht ganz gleichen Schalenhälften, r Riefen. Der Zellinhalt ist entfernt.

[1]) On Triceratium. Quart. Journ. of microsc. Science 1858. pag. 243. On the development and structure of the Diatom-Valve. Transact. of the microsc. Society. 1860. pag. 129.

[2]) Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. Mit 6 Farbendrucktafeln. Bot. Abhandl. herausg. von HANSTEIN. I. Heft 2. 1871.

Gürtelbändern entsprechen. Es giebt ja auch eine derartige Schachtel zwei verschiedener Ansichten, je nachdem wir sie auf eine ebene Fläche stellen oder auf den ringförmigen Theil legen: nur im letzteren Fall ist bei Betrachtung von oben das Uebereinandergreifen der beiden Hälften sichtbar. Zur Verdeutlichung des ganzen Verhaltens kann vielleicht noch der beistehende schematische Querschnitt derselben *Pinnularia* beitragen, wenn wir von den mit dargestellten Inhaltsbestandtheilen absehen. S_a ist die rechte, S_i die linke Schale von Fig. 3 1, während g_a das übergreifende, g_i das eingeschobene Gürtelband bezeichnet. Beide Abbildungen zeigen gleichzeitig, wie die Schalen und Gürtelbänder verbunden sind — die letzteren schieben sich etwas unter die ersteren und sind sehr fest mit ihnen verbunden, während, wie bemerkt, beide Gürtelbänder gegen einander leicht verschiebbar sind.



(B. 247.) Fig. 4. *Pinnularia viridis* EHRBG. Schematischer Querschnitt eines lebenden Exemplars mit Zellinhalt. S_a und S_i die beiden Schalen, g_a das zur ersteren gehörige grössere, umfassende, g_i das mit der letzteren verbundene umschlossene Gürtelband, r Riefe, pp Protoplasma, ep Endochromplatten.

Die allermeisten Gattungen der Bacillariaceen zeigen den oben beschriebenen Bau lediglich mit den Modificationen, welche der wechselnde Umriss der Schalen bedingt. Die letzteren sind kreisrund (*Actinocyclus*, *Coscinodiscus* Fig. 2 1 6), elliptisch, lanzettförmig oder rhombisch (*Navicula*), S förmig (*Pleurosigma* Fig. 2 10), biscuitförmig (*N. gemma* Fig. 2 9), ganz langgezogen lineal mit rundlichen oder spitz vorgezogenen Enden (*Synedra*), dreieckig (*Triceratium*), viereckig (*Amphitetras*) u. s. w. In allen diesen Fällen variirt nur die Schalenansicht, die Gürtelbandansicht bleibt ein Rechteck mit abgerundeten Ecken, deren lange Seiten bald eben, bald auch, wenn nämlich die Schalen etwas gewölbt sind, schwach convex erscheinen. Nicht selten steigert sich dann die Krümmung der Schalen bis zur Glockenform (*Paralia marina* Fig. 2 4 5), so dass die Gürtelansicht beinahe kreisförmig wird. Bisweilen zeigt die Schale auch mehrfache Krümmungen; so sind bei *Actinoptychus* (Fig. 2 2) drei Felder nach aussen, drei damit abwechselnde Felder nach innen convex, was natürlich auch in der Gürtelansicht erkennbar wird, während bei *Cymatopleura* die Schalen nach ihrem längsten Durchmesser mehrmals wellig hin und her gebogen sind, was man ebenfalls am deutlichsten in der Gürtelansicht wahrnimmt. Geradezu höckerig sind dann die elliptischen, stark gewölbten Schalen von *Biddulphia*, *Hemiaulus* (Fig. 2 12): namentlich die Schalenenden erscheinen dann in der Gürtelansicht weit vorgezogen, und kommen wir auf den Bau solcher Fortsätze weiter unten zurück.

Durch meistens schmal eiförmige Schalen und eine keilförmige Gürtelbandansicht ausgezeichnet sind dann *Gomphonema*, *Licmophora*, *Meridion*, *Podosphenia* und *Suriraya*. Bei letzterer Gattung (vergl. Fig. 5) sind die Gürtelbänder nur in einer Ebene gekrümmt, sie erscheinen in der Mittelansicht der Zelle gerade, setzen sich aber unter spitzem, beziehungsweise stumpfem Winkel an die Schalen an — bei den Gomphonemeen haben die Gürtelbänder bisweilen auch doppelte Krümmung, sodass die Gürtelansicht namentlich nach oben eine bogige Begrenzung zeigt. Immerhin bleibt der Querschnitt der Zelle auch hier, wie bei *Suriraya*, abgesehen von der Wölbung der Schale rechteckig. Rhombisch ist derselbe bei *Nitzschia*: denken wir uns hier die Zelle auf einer Schale stehend von

oben her betrachtet, so decken sich die beiden Schalen nicht, sondern dieselben sind seitlich gegen einander verschoben; beide Gürtelbandseiten setzen sich schiefwinkelig und unter einander parallel den Schalen an. Ein Trapez stellt dann ferner den Querschnitt der Zelle dar bei den Cymbelleen, deren nach ihrer Längslinie unsymmetrische Schalen nicht parallel sind, wodurch die Gürtelbandseiten ganz ungleiche Breite erhalten: die Gesammtform der Zelle lässt sich hier mit einem der leicht ablösbaren Stücke einer Apfelsine vergleichen, wobei die etwas breiter zu denkende nach innen gewandte Kante der schmalen, die der gelben Schale zugekehrte der breiten Gürtelbandseite, jede der ebenen Flächen einer Schale entsprechen würde. Denken wir uns die letzteren dann noch nach aussen convex gekrümmt, so gelangen wir zu dem Bilde, wie es z. B. viele *Amphora-* und *Epithemia*-Arten darbieten. Endlich sind bisweilen die Schalen auch in ihrer Querlinie oder Längslinie gewissermassen eingeknickt; im ersteren Falle erscheint dann auch die Gürtelbandansicht gebrochen rechteckig, (*Achnanthes*) oder gebrochen keilförmig (*Rhoicosphenia*), im ersteren (*Cocconeis*) decken die verschiedenen Einstellungen derselben unter dem Mikroskop einander nicht.

So sehr durch die bisher erwähnten Abänderungen des einfachsten, durch *Pinnularia* repräsentirten Typus die Gestalten der Bacillariaceen variiren, so ist damit doch noch lange nicht der Gegenstand erschöpft. Einmal wurde, um die Darstellung nicht zu sehr zu compliciren, abgesehen von den mannigfaltigen Flügeln und Kielen, welche die Zelle bei vielen Gattungen (*Suriraya*, *Amphiprora*, *Plagiotropis*) bildet, und zweitens bleiben nicht alle Bacillariaceen bei der Bildung zweier Schalen stehen, sondern es fächern viele Gattungen den Innenraum der Zelle durch unvollständige, den Schalen parallele und ihnen auch am ersten vergleichbare »Innenschalen«, durch deren Oeffnungen aber die plasmatischen Substanzen des ganzen Zellleibs im Zusammenhang bleiben. Diese unvollkommen gefächerten Formen (Licmophoreen, Tabellarieen, manche Epithemien) haben oft einen sehr verwickelten Bau.[1] Vielleicht am leichtesten ist noch *Grammatophora* zu beschreiben. Die Schalenansicht (Fig. 2 8) zeigt hier eine langgezogene Ellipse, in welche bei etwas tieferer Einstellung concentrisch eine viel kleinere Ellipse so eingelagert ist, dass sich die Längsränder beider decken. Die Gürtelansicht (Fig. 2 7) zeigt dagegen ein Rechteck mit vier seinen langen Kanten paralellen dicken mehr oder weniger gebogenen Strichen, welche sich paarweise gegenüber liegen, einander aber nicht erreichen. Es verlaufen hier parallel den eigentlichen Schalen zwei in der Mitte elliptisch durchbrochene Innenschalen, deren Oeffnungen in der Schalenansicht als kleine eingelagerte Ellipsen sichtbar werden, während in der Gürtelansicht ihre soliden Theile sich als dunkle Striche projiciren, die in der Mitte der Zelle, wo die Innenschale durchbrochen ist, plötzlich aufhören. Bei manchen Grammatophoren sind die Innenschalen nur einmal, bei anderen (*Gr. serpentina*) mehrmals wellenartig gebogen, was in der Gürtelansicht am deutlichsten wird. Bei *Rhabdonema*, *Tabellaria flocculosa* u. a. hat jede Zelle zahlreiche durchbrochene Innenschalen und erscheinen dann dem entsprechend in der Gürtelansicht viele den Schalen parallele mehr oder minder deutlich unterbrochene Streifen als Grenzen der zahlreichen, in der Mitte zusammenhängenden

[1] Vergl. MÜLLER in Sitzungsber. d. Berlin. Gesellsch. naturf. Freunde. 1872. pag. 69. 1874. pag. 115. 1881. pag. 1.

Kammern. Hier scheint auch zu jeder Innenschale ein Stück Gürtelband zu gehören, worauf wir unten bei der Zelltheilung zurückkommen.

Nachdem im Vorstehenden die allgemeinsten Züge des so eigenthümlichen Baues der Zellhaut der Bacillariaceen entwickelt worden sind, erübrigt nun noch die Darstellung der mannigfaltigen Sculpturen, welche durch die Regelmässigkeit ihrer Form und Anordnung namentlich dem Studium der in Rede stehenden Gruppe so viele Freunde unter den Nicht-Botanikern erworben haben. Wir wollen dabei zunächst die Schalen, später die Gürtelbänder besprechen und an ersteren wieder unterscheiden die wirklichen Durchbrechungen, Oeffnungen der Membran einerseits und die durch Vertiefungen und Erhöhungen, überhaupt ungleiche Dicke verschiedener Membranstellen hervorgebrachten Structur andererseits.

Um für die Spalten, welche die Zellhaut mancher Bacillariaceen durchsetzen ein einfaches Beispiel voranzustellen, kehren wir zu der pag. 411, Fig. 3 2, gegebenen Schalenansicht von *Pinnularia* zurück. Zwischen den drei fast kreisförmigen »Knoten«, welche stark verdickten, nach innen vorspringenden Stellen der Membran entsprechen, verlaufen zwei regelmässig gebogene, schmal beginnende und endigende, in der Mitte breitere Linien, welche zwei die Zellmembran durchsetzende Spalten darstellen. Wo dieselben annähernd senkrecht die Zellhaut durchschneiden, erscheinen sie als einfache schmale Linien. Die Verbreiterung entsteht dadurch, dass die Spalte entweder unter spitzem Winkel die Membran durchsetzt, oder aber ausserdem noch einmal gebrochen ist; der letztere Fall ist in dem schematischen Querschnitt von *Pinnularia* (Fig. 4) dargestellt; die Spalte liegt dicht bei den Buchstaben S_a und S_i. Es ist übrigens kaum möglich, selbst an wirklichen Querschnitten zu entscheiden, ob nicht vielleicht der Spalt innen oder aussen durch eine äusserst feine Membran geschlossen ist — aber die später zu erörternden Bewegungen, welche längs der Spalten stattfinden, sprechen sehr entschieden für das Vorhandensein einer wirklichen Oeffnung, durch welche das Protoplasma in ähnlicher Weise in's Freie tritt, wie etwa die Wimpern der Volvocinen. Aehnliche Längsspalten finden wir bei allen Naviculeen, Cymbelleen, Achnantheen und Gomphonemeen, und liegen die ziemlich geraden Spalten hier überall annähernd in der Mittellinie der länglichen Schalen — ganz gegen den Rand derselben hin verschoben erscheinen sie schon bei einigen wenigen Cymbelleen, namentlich aber bei *Amphora*. Wo der mittlere Theil der Schalen zu einem hervorragenden dünnen geraden oder S förmigen Kiel ausgebildet ist (Plagiotropideen, Amphitropideen), scheint an dessen Rande auch eine Längsspalte vorhanden zu sein, doch bleibt dies noch genauer zu untersuchen. Bei den Surirayen hat jede Schale zwei dem Schalenrande genäherte und ihm parallel verlaufende Kiele von zierlichster Bildung, deren Rand wohl gleichfalls geöffnet ist. Wir müssen uns dabei die U förmigen Stellen als solide Membranstücke denken, welche durch Vereinigung zweier anfangs getrennter Lamellen entstanden sind. Sowohl der Rand des Kiels als die ziemlich geraden Stäbe, welche je zwei U förmige Stellen trennen, sind dagegen hohle Röhren, in welche das Plasma und z. Th. auch die Endochromplatten der Zelle eintreten. Die Mittellinie der Schalen, welche bei der Fig. 5 dargestellten Art (*Suriraya calcarata* Pr.) in einen spitzen Dorn vorgezogen ist, ist in keiner Weise durchbrochen. Auch bei den Nitzschieen müssen wohl feine Längsspalten die Schalen durchsetzen, doch ist deren Lage noch nicht mit Sicherheit festgestellt.

In anderer Weise zeigt die Membran der Zelle Oeffnungen bei den Bacillariaceen mit kreisrunden, eckigen, überhaupt centrisch entwickelten Schalen. Es bilden

sich hier namentlich an den Ecken *(Triceratium)*, oder in regelmässiger Vertheilung am Rande der kreisrunden Schalen *(Eupodiscus, Aulacodiscus, Actinoptychus,* u. s. w. vergl. Fig. 2, 2 3 6) cylindrische oder kegelförmige Fortsätze, deren Enden bald mit einem, bald mit mehreren kleinen Löchern durchbohrt zu sein scheinen.[1]) Fraglich ist, ob die rundlichen Fortsätze an den Ecken der Biddulphien, mit welchen die Zellen oft kettenartig zusammenhängen, in dieselbe Kategorie gehören. Bei *B. aurita* erreichen dieselben schon fast den Durchmesser der ganzen Gürtelansicht und noch viel länger werden sie bei *Chaetoceras*, wo alle vier Ecken der Zelle in dünne glatte oder mit kurzem nach aussen vorspringenden Zähnen besetzte Röhren ausgezogen sind, die wol zwanzigmal so lang werden, als die ganze übrige Zelle. Ob hier auch Durchbohrung der Enden stattfindet, oder ob diese Fortsätze bei *Biddulphia* nur zur Gallertausscheidung, bei *Chaetoceras* aber dazu dienen den Zellen das Schwimmen auf der Meeresoberfläche zu erleichtern, bleibt noch zu entscheiden. Bei den Biddulphien u. s. w. finden sich ausser den an den Zellecken vorhandenen Fortsätzen noch einige sehr dünne Röhren, die gruppenweise von der Schalenmitte entspringen (vergl. Fig. 2 11). Nach oben laufen diese Dornen in ein kurzes T förmiges Endstück aus, in welchem Durchbrechungen vorhanden sein sollen.

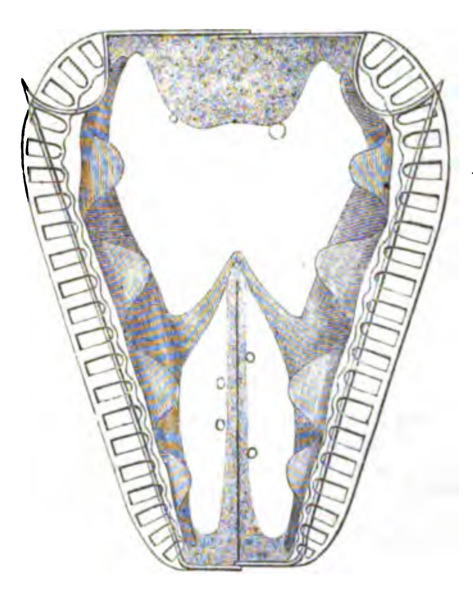


Fig. 5. (B. 248.)

Suriraya calcarata Pf. Die beiden rechts und links hervorragenden Spitzen entsprechen den Dornen auf der Mittellinie der Schalen — der Deutlichkeit halber ist jederseits nur ein Kiel gezeichnet. Vergl. auch Fig. 11.

Die Melosireen, Licmophoreen, Tabellarieen, Meridieen und Eunotieen scheinen, abgesehen von der Verschiebbarkeit der Gürtelbänder, ganz geschlossene Membranen zu besitzen.

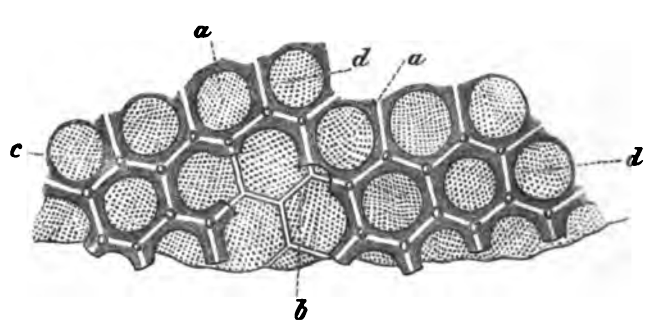
Hinsichtlich der auf ungleicher Dicke der Membran beruhenden Riefen u. s. w. können wir trennen einmal die auf grösseren Flächen ziemlich gleichförmig vertheilten Zeichnungen, wie sie namentlich bei den centrischen Formen *(Coscinodiscus* Fig. 2, 1), *Triceratium* u. s. w.), aber auch z. B. bei *Pleurosigma* sich finden, und andererseits die symmetrisch gestellten einzelnen Streifen und Punktreihen, wie wir sie bei *Navicula* (Fig. 2, 9), *Pinnularia, Cymbella* u. s. w. sehen. Da die ersteren Structuren in den grössten Dimensionen vorkommen, also auch am leichtesten zu erforschen sind, wollen wir sie hier voranstellen.

Besonders eingehend untersucht wurde *Triceratium Favus* Ehrbg. von Müller[2]) und können wir diese Art als Typus einer grossen Reihe namentlich meeresbewohnender Formen betrachten. Die Schalenansicht der genannten Art ist ein

[1]) Müller in Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv. 1871, pag. 633.

[2]) Sitzungsber. d. Berliner Gesellsch. naturforsch. Freunde. 1871. pag. 74; Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv. 1871, pag. 619.

gleichseitiges Dreieck mit etwas abgerundeten Ecken, deren jede einen der eben beschriebenen hornähnlichen Fortsätze trägt. Die ganze Oberfläche der Schale zeigt eine äusserst regelmässige sechseckige Felderung, wie wir sie etwa bei den Bienenwaben zu sehen gewohnt sind. Ausserdem sind die Felder selbst mit sehr feinen in Reihen angeordneten Punkten bedeckt, die namentlich bei tiefer Einstellung auf die mit ihrer Aussenfläche nach oben liegende Schale deutlich werden. Hebt man dagegen den Tubus des Mikroskops in die höchste Lage, welche überhaupt ein klares Bild der Schale gewährt, so erscheinen an Stelle der Sechsecke kreisförmige Figuren, deren jede mit je einem Sechsecke concentrisch ist. Die thatsächlich vorhandenen Verhältnisse sind folgende. Die eigentliche Begrenzung des plasmatischen Zellleibes nach aussen bildet eine continuirliche Membran, welche die eben erwähnten Punktreihen trägt. Dieselben divergiren vom Centrum der ganzen Schale nach deren Rande hin, worin sich der centrische Bau der ganzen Zellhaut ausspricht. In dem beistehend (Fig. 6) dargestellten Bruchstück ist diese continuirliche Membran mit a bezeichnet und wäre die Mitte der ganzen Schale nach oben, deren Rand nach unten hin zu denken. Nach aussen ist nun aufgesetzt ein System hoher schmaler Leisten (b), welche die Schale in sechseckige Felder theilen und senkrecht zu der Membran a stehen. Wo je drei dieser Leisten zusammenstossen, ist dann noch ein kleiner spitzer Dorn (c) aufgesetzt, der in Fig. 6 in Verticalprojection als kleiner Kreis, in Fig. 7 in Seitenansicht erscheint. Die die Felder umschliessenden Leisten sind von ziemlich gleicher Höhe: ihre obere Begrenzungsebene ist der Membran a parallel. In dieser Ebene setzen sich dann den Leisten senkrecht an schmale seitliche Ausbreitungen (d), welche an den Ecken der Sechsecke ihre grösste Ausdehnung erreichen und das von den Leisten b gebildete sechsseitige Prisma theilweise überdachen — in dessen Mitte bleibt ein kreisrundes Loch offen, durch welches das Meerwasser frei in den Innenraum des sechsseitigen Prismas eintreten kann: so erklären sich die bei hoher Einstellung erscheinenden Kreise. Namentlich die Abbildung Fig. 7, welche den Rand einer Schale perspectivisch darstellt, wird diese Verhältnisse anschaulich machen — es kommt daselbst noch hinzu ein Flügelrand der Schale, welcher nach innen geneigt dieselbe überragt und aus einer zarten, am Rande vielbogig begrenzten und anscheinend von runden Löchern durchbohrten Membranfortsatz besteht, der jedoch vielleicht den Kielen der Surirayen analog gebaut ist.



(B. 249.) Fig. 6.

Bruchstück von *Triceratium Favus* EHRBG. in 1200facher Vergr. a die continuirliche Zellhaut, b ein nach aussen vorragendes Leistensystem, c demselben an den Ecken aufgesetzte Spitzen, d horizontal überragende Ränder.

Alles in Allem hätten wir somit bei *Triceratium* einen verwickelten Fall centrifugaler Wandverdickung — wir müssen uns denken, dass bei der Bildung der Schalen zuerst die Membran a vom Protoplasma ausgeschieden wird, dass dann sich auf ihr nach aussen ein anfangs niedriges, dann immer höher werden-

des Netz von Leisten erhebt, die endlich durch einen letzten Wachsthumsact die Dornen c und die vorspringenden Ränder d anlegen.

Ganz analog ist der Bau der zierlich gefelderten kreisrunden Schalen von *Coscinodiscus* u. s. w., wie sie namentlich im Meere so reichlich vorkommen. So zeigt auch der Fig. 2, 1 dargestellte *Coscinodiscus Gigas* regelmässige sechseckige Felder, welche dem Leistensystem entsprechen, und bei hoher Einstellung in jedem Feld einen kleinen Kreis, die Oeffnung zwischen den übergreifenden Rändern. Besonders deutlich wird diese Structur an dem nach dem Gürtelband hin umgebogenen Schalenrand, wo jede Leiste mit dem ihr ansitzenden Rande wie ein T erscheint, während die Lücken zwischen je zwei solchen T den kreisrunden Löchern der Schalenansicht entsprechen. Die Variationen dieses weit verbreiteten Baues beschränken sich auf die grössere und geringere Dicke und Höhe der aufgesetzten Leisten, die mehr sechseckige, oder auch stumpffünf- und viereckige *(Arachnoidiscus)* Form der Felder und die stärkere oder schwächere Ausbildung der die letzteren theilweise überdachenden, von den Leisten ausgehenden Ränder. Ausserdem ist die Anordnung der Felder verschieden — bald erscheinen sie (Fig. 2, 1) deutlich radial an einander gereiht, wobei natürlich ihre Grösse vom Centrum nach dem Rande der Schale zunimmt und schön geschwungene vom ersteren ausgehende Bogenlinien entstehen, bald sind sie so gleichmässig sechseckig, dass sie drei sich unter 60° schneidende Reihensysteme bilden (*C. lineatus* EHRBG.).

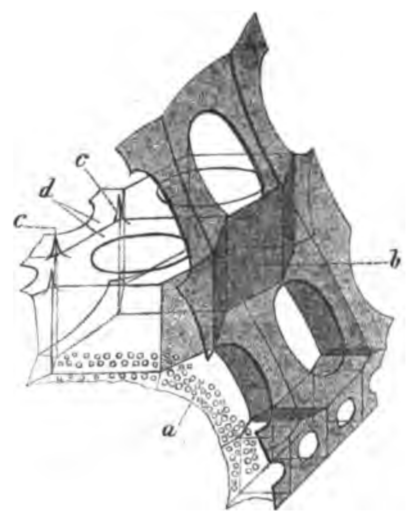
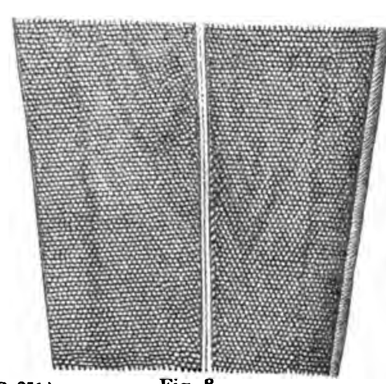


Fig. 7. (B. 250.)
Stück des Schalenrandes von *Triceratium Favus* EHRBG. Bezeichnung wie in Fig. 6.

Namentlich diese letzteren Formen vermitteln den Uebergang zu den als mikroskopische Probeobjecte so vielfach angewandten *Pleurosigma*-Arten mit drei Riefensystemen, wie *P. angulatum* W. SM., *P. decorum* W. SM. u. A. (vergl. Fig. 2, 10). Schwächere Vergrösserungeu zeigen hier, je nach der Stellung des Spiegels, entweder feine, die längliche S förmige Schale rechtwinklig durchschneidende Querstreifen oder zwei Systeme paralleler feiner Linien, die einander unter 60° schneiden und um ebensoviel gegen das Querstreifensystem geneigt sind. Stärkere Objectivsysteme lösen dann diese Zeichnung in lauter kleine regelmässige Sechsecke auf, welche je zwei Seiten dem längsten Durchmesser der Schale annähernd parallel stellen und je eine Ecke nach den beiden Schalenenden richten. Diese Zeichnung ist übrigens viel regelmässiger, als ihre Darstellung in umstehendem Holzschnitt (Fig. 8). Die vorhin erwähnten sich schneidenden Linien sind somit nicht gerade, sondern in ganz kurzen, der Länge einer Sechseckseite entsprechenden Abständen unter 120° abwechselnd nach oben und nach unten gebrochen. Macht man dann Querschnitte durch *Pleurosigma*-Schalen, die zu diesem Zweck in Gummischleim eingebettet nach dessen Erhärtung mit letzterem durchschnitten und schliesslich zur Lösung des Gummis in Wasser gebracht werden, so sieht man nach MÜLLER der convex erscheinenden Aussenseite der Schale aufgesetzte gestielte Knöpfchen, deren seitlicher Abstand

einem Sechseckdurchmesser gleich ist. Der dünne Stiel der Knöpfchen entspricht den Leisten (b) bei *Triceratium*, die Knöpfe selbst den oberen Ausbreitungen (d), die hier somit wulstige Anschwellungen der oberen Leistenränder sind. Jeder der dunklen kleinen Räume zwischen je zwei Knöpfchen ist eines der in der Fläche sichtbaren Sechsecke, dessen Innenraum durch eine verhältnissmässig kleine, von den wulstigen Leistenrändern umschlossene Oeffnung mit dem die lebende Zelle umgebenden Meerwasser communicirt.



(B. 251.) Fig. 8.
Pleurosigma angulatum W. Sm. Vergr. 1300.

Bei anderen *Pleurosigma*-Arten (*P. attenuatum*, *P. balticum* u. s. w.) sind nur zwei einander rechtwinklig durchschneidende Streifensysteme vorhanden. Die der Schale aufgesetzten Leisten umschliessen hier rechteckige Felder. Wo je vier Leisten zusammenstossen, ist ein ziemlich dicker, nach aussen vortretender Knopf vorhanden, während etwas niedrigere Sättel diese Knöpfe unter einander verbinden. Die Verdickung der Leistenränder ist dabei stärker in der Längsrichtung der Schale, als in der Querrichtung, was auf die Linien, in welchen die Schale zerbricht, von Einfluss ist.[1]

Denken wir uns dann die Leisten von *Triceratium* ohne Randausbreitung niedrig und ziemlich breit entwickelt, so können wir sowohl von einem flachen nach aussen vorragenden Leistensystem sprechen, als auch von regelmässig angeordneten flachen Gruben, welche von aussen her sich in die Schale einsenken. Eine solche Structur zeigen *Biddulphia*, *Isthmia* und viele kreisrunde Formen und ist derselbe Bau die Grundlage der bei so zahlreichen symmetrischen Bacillariaceen (*Navicula*, *Cymbella* u. s. w.) vorkommenden Querstreifen, die bei stärkerer Vergrösserung als Reihen einzelner Punkte, eben Reihen solcher Gruben erscheinen. Ausgezeichnet schöne Objecte dieser Art sind z. B. *Cocconema asperum* Ehrbg. und die der *Navicula didyma* verwandten Meeresformen. Aber auch die feinen, in Punktreihen auflösbaren Riefen, welche sonst so ausserordentlich verbreitet sind, dürften auf analogen Bau zurückzuführen sein.

Schon in der Gruppe der eben genannten *N. didyma* erscheinen die in Rede stehenden Grübchen häufig am Grunde langgezogener kurzer flacher Furchen (vergl. Fig. 2, 9). Am deutlichsten finden wir solche dann entwickelt bei den Pinnularien: Die beiden feinen Querlinien jeder Furche entsprechen den Grenzen zwischen einem mittleren tieferen und zwei seitlichen flacheren Theilen — eine Vergleichung unserer Abbildungen Fig. 3 und 4 werden diese Verhältnisse leicht deutlich machen.

Ziemlich dunkel ist noch der Bau der *Eupodiscus*, *Aulacodiscus* u. s. w., welche aus zwei superponirten Platten bestehende Schalen haben sollen. Im Wesentlichen liegt aber wohl auch hier der Bau von *Triceratium* vor, nur sind die Oeffnungen, welche die von den senkrechten Leisten horizontal ausgehenden Ränder übrig lassen, ziemlich klein und unregelmässig begrenzt. Man kann dies Verhältniss dann in der That so darstellen, als seien zwei Platten, eine innere continuirliche und eine äussere durchlöcherte durch ein System verticaler Leisten

[1]) Müller, a. a. O. pag. 637.

verbunden. Alles in Allem haben wir es aber doch mit einer, wenn auch ziemlich complicirten centrifugalen Wandverdickung zu thun.

Bekanntlich ist diese letztere sonst im Pflanzenreich weniger verbreitet und beschränkt auf die freien Aussenflächen der Zellen, Pollenkörner, Sporen u. s. w., wo sie ja auch bei den Bacillariaceen auftritt. Die sonst viel häufigeren Wandverdickungen nach innen fehlen übrigens auch hier in keiner Weise. So ragen die »Knoten«, d. h. die stark glänzenden rundlichen Stellen in der Mitte und an den Enden der Naviculeen-Schalen nach innen vor und finden wir auch häufig schmale, centripetale Leisten z. B. bei *Odontidium, Meridion, Tetracyclus,* wo dieselben die Schalenansicht als derbe Querstreifen durchziehen, in der Gürtelansicht als nach innen vorspringende Körner erscheinen. Ganz kleine solche Vorsprünge von geringer seitlicher Ausdehnung sind auch die sogen. Kielpunkte der Nitzschien. Bei manchen in der Mitte eingeschnürten *Navicula*-Arten des Meeres, *Achnanthes longipes, Isthmia nervosa* und manchen kreisrunden Formen *(Arachnoidiscus)* combiniren sich derartige Leisten mit Feldern oder Gruben, die von aussen her eingedrückt erscheinen, also durch nach aussen erhabene Leisten getrennt sind. Die erste Einstellung der Schale zeigt die letzteren Zeichnungen, eine etwas tiefere erst die centripetalen Leisten. Besonders tief dringen die letzteren nach innen vor bei den Epithemien, namentlich bei *E. ocellata* u. s. w., wo dann jede Leiste mit einem wulstigen Rand endet, der in der Gürtelansicht als rundlicher Knopf erscheint. Auf die pag. 413 erwähnten inneren Schalen, welche ebenfalls als Produkte centripetalen Dickenwachsthums der Membran betrachtet worden sind, kommen wir noch später zurück.

Mit allen den bisher besprochenen Structurverhältnissen vereinigen sich dann ferner die Zeichnungen, welche lediglich auf den Biegungen der gesammten Schalenfläche beruhen und die mannigfachen Randzeichnungen, welche dadurch entstehen, dass die Schale sich zu einem schmalen Grat erhebt, dessen beide Wandungen bald dicht an einander liegen, bald einen mit Plasma u. s. w. erfüllten Raum zwischen sich lassen, wie dies pag. 414 bei *Suriraya* ausgeführt wurde, und bleibt bei jeder Untersuchung einer Bacillariacee festzustellen 1. ob die Schale in einer Ebene entwickelt ist, oder ob sie Biegungen, Kiele, Flügel u. s. w. besitzt; 2. welche von diesen letzteren Bildungen mit dem Zellinhalt communiciren und welche nur Erhabenheiten der Membran sind. 3. in welcher Weise die feineren Zeichnungen auf nach aussen oder nach innen vorspringende Leisten oder sonstige Unebenheiten der Membran zurückzuführen sind.

Man hat sich dabei sehr zu hüten, dass man nicht rein optische Erscheinungen für den Ausdruck wirklicher räumlicher Verhältnisse nehme. Man erhält z. B. bei *Pleurosigma angulatum* u. s. w. sehr leicht ein feines Längsstreifensystem, welches eine reine Diffractionserscheinung ist. Man sieht ferner, wenn man eine unverletzte, leere Zellmembran von *Pinnularia, Cymbella, Gomphonema* in Schalenansicht einstellt, sehr leicht ein feines Riefensystem, welches aber gerade zwischen den beiden Schalen liegt und auf Interferenz beruht. Die in Canadabalsam liegenden *Actinocyclus* zeigen prächtige bunte Farben, die nicht etwa von besonderen Farbstoffen der Membran herrühren, sondern als Beugungsfarben zu betrachten sind — ähnliche Farben sieht man auch an Pleurosigmen, wenn dieselben in Luft liegend seitlich beleuchtet werden, mit blossem Auge. Auch die helleren oder dunkleren Färbungen, welche diese und andere Bacillariaceen in Canadabalsam eingebettet unter dem Mikroskop wahrnehmen lassen, werden wohl vielfach aus den Farben dünner Blättchen u. s. w. zu er-

klären sein. Wir verdanken namentlich ABBE werthvolle Beiträge zur Theorie dieser mikroskopischen Trugbilder.

Man kann ferner wohl fragen, welchen Nutzen die besprochenen zierlichen Wandverdickungen für die Bacillariaceen haben, und dürfte die richtige Antwort die sein, dass gerade ein solcher Bau bei geringem Verbrauch an Material einmal sehr feste und zweitens doch leicht durchlässige Membranen liefert. Wenn z. B. die Schalen von *Triceratium* (vergl. pag. 415 f.) überall so dick wären, als die Leisten b hoch sind, so würde sehr viel organische Substanz zum Aufbau nöthig sein und die von aussen aufzunehmende Nahrung hätte sehr dicke Membranlagen zu passiren. Eine dünne Membran mit einem aufgesetzten regelmässigen System von Leisten, die unter einander gewissermaassen verankert sind, wird eine erhebliche Festigkeit haben, ohne dass die Leichtigkeit des Stoffaustausches an den dünnen Stellen beeinträchtigt wäre. Alles in Allem würden wir also die zierlichen Schalen der Bacillarien etwa mit den leichten und festen Gitterconstructionen unserer Brücken u. s. w. vergleichen können, in denen ja auch die Stäbe, obgleich sie nur nach mechanischen Bedürfnissen zusammengefügt wurden, eine regelmässige, sich vielfach wiederholende Anordnung zeigen.

Eine besondere Besprechung verdienen dann wohl noch die oft ziemlich complicirten Symmetrieverhältnisse der Schalen. Wir können hier fragen 1. sind die letzteren symmetrisch zu einander in Bezug auf die zwischen ihnen liegende Ebene 2. ist jede einzelne Schale nach einer Längsfläche und einer Querfläche oder nach einer von beiden, oder gar nicht symmetrisch.

Sehen wir davon ab, dass nothwendig die Schale der übergreifenden Zellhauthälfte etwas grösser sein muss, als diejenige, die dem umschlossenen Gürtelband ansitzt und vernachlässigen wir ferner kleine unregelmässige Variationen der Structur, so sind nach der zwischen den beiden Schalen liegenden, die Zelle halbirenden Theilungsebene symmetrisch zahlreiche runde Formen, wie *Coscinodiscus, Melosira* u. s. w., dann die meisten Naviculeen, Cymbelleen, Amphoreen, Amphipleureen, Eunotieen, Synedreen, Surirayeen, Fragilarieen, Meridieen, Tabellarieen, Licmophoreen und Biddulphieen. Wenn man hier von jedem Punkte der Schale eine Senkrechte auf die Theilungsebene fällt und jenseits derselben um ihre eigene Länge verlängert, so würden alle diese Endpunkte zusammen die andere Schale ergeben. Anders verhalten sich unter den runden Meeresformen z. B. die *Auliscus, Aulacodiscus,* bei welchen die Fortsätze der einen Schale gegerade in die Mitte zwischen denen der anderen Schale fallen[1]) und auch die Krümmungen der Schalen entsprechend ungleichförmig sind; man müsste hier die eine Schale um einen bestimmten Winkel drehen, um die andere als Projection zu erhalten. Bei den Pinnularien (vergl. pag. 411) ist jede Schale etwas asymmetrisch nach ihrer Längslinie, der Mittelknoten ist einseitig verschoben (in Fig. 4 nach Z hin) und auch die Riefen sind in A und Z nicht gleich. Liegt nun bei der dem Beobachter zugewandten Schale A links, so liegt es bei der ihm abgewandten rechts, so dass wieder beide Schalen gegen die Theilungsebene nicht symmetrisch sind. Bei den Nitzschien erhält man die entgegengesetzte Schale nicht durch senkrechte, sondern durch den schief ansitzenden Gürtelbändern parallele schiefe Projection auf die Theilungsebene und liegen dabei die Kielpunkte bald bei beiden Schalen auf derselben Seite, bald diagonal. Während die Amphiproren mit geradem Kiel, wie *A. constricta,* streng symmetrisch

[1]) SCHMIDT, Atlas der Diatomaceenkunde, Taf. 31, 41.

sind, haben die Sförmig gebogenen Flügel oder Kiele der meisten Amphitropideen und Plagiotropideen entgegengesetzte Krümmung (S und Ƨ), so dass sie sich nur im Mittelpunkt und in den Endpunkten auf einander projiciren. Bei *Scoliopleura* zeigen die Sförmigen Mittellinien dasselbe Verhalten. Ausserdem aber sind die Gürtelbänder 8förmig gewunden, wodurch sich die Symmetrieverhältnisse weiter compliciren. Jede Schale ist der anderen gleich, aber um 180° gegen sie gedreht. Aehnliche 8förmige Drehungen der Gürtelbänder zeigt auch *Suriraya spiralis*. In diesen Fällen muss man eine den Schalen parallel gebogene Symmetriefläche annehmen, um durch Projection der einen die andere zu bekommen. Ebenfalls eine gebogene Symmetriefläche haben dann *Campylodiscus*, wo die Schale sattelförmig in zwei Ebenen gekrümmt ist, ferner die *Actinoptychus*-Arten, deren Schale eine paarige Anzahl abwechselnd convexer und concaver Sectoren zeigt, die so zu einander liegen, dass, wo die eine Schale convex ist, die andere concave Wölbung zeigt, endlich die Achnantheen und Cocconeideen: bei den ersteren ist die Symmetriefläche nach dem Querdurchmesser, bei den letzteren nach dem Längsdurchmesser gebogen oder gebrochen. Die Verhältnisse compliciren sich aber hier weiter dadurch, dass bei *Campylodiscus* die Mittellinien der etwas symmetrisch gebauten gleichen Schalen sich rechtwinklig kreuzen und dass bei *Actinoptychus* die convexen Felder allein Fortsätze haben und auch in der Structur von den concaven etwas verschieden sind, so dass rechts und links von der Symmetrieebene doch Verschiedenes liegt. Bei den Achnantheen und Cocconeideen endlich hat nur die eine Schale Mittelknoten und Längsspalten.

Was dann die Symmetrie jeder einzelnen Schale für sich betrachtet angeht, so ist ein radiater Bau ziemlich verbreitet, wobei dann entweder die ganze Schalenfläche denselben Bau zeigt *(Coscinodiscus)*, oder wie bei *Halionyx, Actinoptychus, Heliopelta* u. s. w. sich verschieden gebaute, regelmässig mit einander abwechselnde Strahlen unterscheiden lassen, welche dann häufig auch in verschiedenem Niveau liegen. In solchen Fällen muss natürlich die Gesammtzahl der Strahlen paarig sein — nicht erforderlich ist dies bei lauter gleichen Sectoren *(Arachnoidiscus)*. Ebenfalls lauter gleiche Strahlen hat *Actinocyclus:* durch einen einzigen nahe dem Rande gelegenen Fortsatz wird aber hier schon die Structur bilateral und noch deutlicher ist sie dies bei kreisrundem Umriss bei den bilateral gezeichneten *Asteromphalus, Campylodiscus* und vermitteln diese Gattungen, indem auch die Gesammtform der Schale mehr länglich wird, den Uebergang zu den zahlreichen Bacillariaceen, deren Schale sich durch bestimmte Linien zweiseitig symmetrisch theilt. Sowohl nach der Längs- als nach der Querlinie symmetrisch sind *Navicula, Neidium, Stauroneis, Pleurostaurum, Frustulia, Colletonema, Schizonema, Brebissonia, Achnanthes, Achnanthidium, Cocconeis, Amphipleura, Synedra, Cymatopleura, Fragilaria, Odontidium, Tabellaria, Grammatophora, Rhabdonema, Biddulphia*, nur nach der Längslinie *Sphenella, Gomphonema, Rhoicosphenia, Suriraya, Meridion, Licmophora,* nur nach der Querlinie *Pinnularia, Anomoeoneis, Cymbella, Cocconema, Encyonema, Amphora, Epithemia, Nitzschia, Ceratoneis, Tryblionella, Eunotia, Himantidium.* Aus zwei gleichen Längs- und Querhälften, die aber umgedreht werden müssen, um sich zu einander wie Spiegelbilder zu verhalten, bestehen die Schalen von *Pleurosigma, Plagiotropis, Scoliopleura.*

Die Gürtelbänder, deren allgemeine Gestalt sich aus dem bisher über die

Form des Querschnittes der Zellen und die Symmetrieverhältnisse Gesagten ergiebt, zeigen meistens einen einfachen Bau. Mit zierlicher sechsseitiger Felderung versehen finden wir sie bei *Biddulphia, Isthmia, Terpsinoe* — es lässt sich hier leicht an den Zeichnungen erkennen, wo die Gürtelbänder einander decken und wo nur eines frei liegt. Je einen besonderen Längsstreifen, der wohl eine verdünnte Stelle der Schale ist, haben die Gürtelbänder von *Pinnularia* (vergl. Fig. 3 u. 4). — eine sehr feine Querstreifung ist ziemlich verbreitet, doch erscheint die Fläche vielfach noch mit unseren besten optischen Hülfsmitteln glatt. Auf die Frage, ob bestimmte, mit Innenschalen versehene Formen mehr als zwei Gürtelbänder haben, soll später eingegangen werden.

Als einen Bestandtheil der Zellhaut müssen wir endlich wohl auch betrachten die Gallerthüllen, Stiele u. s. w., welche so zahlreiche Gattungen gewöhnlich bilden. Die schleimige Beschaffenheit, welche frische Massen reiner frei lebender Arten stets zeigen, beweist wohl, dass auch bei ihnen die äusserste Schicht der Membran einer gallertartigen Aufquellung fähig ist: auch das Anhaften fremder Körperchen spricht dafür. Bei anderen Formen (*Cocconeis, Frustulia*) wird dann die Gallertschicht um jede einzelne Zelle auch mikroskopisch wahrnehmbar und bei *Mastogloia lanceolata* THW.[1]) finden wir dann bereits, dass in der die nassen Steine überziehenden zähen Haut einmal eine Gallerthülle um jede einzelne Zelle, dann aber eine durch Vereinigung der äussersten gequollenen Schichten entstandene gemeinsame Gallerte vorhanden ist. Diese letztere nimmt weiter eine bestimmtere Gestalt an, z. B. bei *M. Smithii* THW., die Form einer gestielten Keule, bei *Dickieia ulvoides* RALFS diejenige einer am Rande vielfach eingeschnittenen laubartigen Ausbreitung, bis dann dieser Typus in den pag. 405 erwähnten einfachen oder verzweigten, von zahlreichen Zellen erfüllten Gallertfäden seine höchste Ausbildung erreicht. Wiewohl auch diese Gallertfäden als Produkte einer Verschleimung der Zellmembranen betrachtet werden müssen, so zeigen sie doch häufig eine von der Lage der einzelnen Zellen unabhängige Structur, namentlich eine ziemlich deutlich abgegrenzte, festere äussere Schicht, welche die ganze äussere Umgrenzung der Schizonemen u. s. w. bildet, und eine weichere innere Masse, welche so wasserreich ist, dass sich die einzelnen Zellen in ihr bewegen und an einander vorbeigleiten können.

Bei den gestielten Bacillariaceen besitzen einzelne Stellen der Zellhaut, nämlich die unteren, später dem Stiel aufsitzenden Endflächen in besonders hohem Maasse die Fähigkeit der Gallertbildung und schaltet sich allmählich zwischen das Substrat und das ihm ansitzende Gürtelbandstück ein mehr oder minder langer Stiel ein, der dann auch weiter sich differenziren kann: wir unterscheiden an jungen Stielen eine doppelt contourirte schmale Aussenschicht und eine helle Innenmasse, (Fig. 10 g), an alten eine breite helle Aussenschicht und einer schmalen bräunlichen, inneren Strang (Fig. 10 g,,). Man kann oft wahrnehmen, wie sich die helle Aussenschicht auf die Schalen u. s. w. fortsetzt. Die Verzweigungen der Gallertstiele, sowie die Bildung der Polster, mit welchen die Isthmien, Biddulphien Grammatophoren u. s. w. kettenartig zusammenhängen, soll bei der Zelltheilung noch berührt werden: die eben erwähnten Polster sind natürlich ebenfalls lokale Aufquellungsprodukte der Zellmembranen. Bei manchen *Cocconeis*-Arten richtet sich die Intensität der Gallertbildung nach dem Bau der inneren Schalen

[1]) SMITH, British Diatomaceae. Fig. 340.

2. Der weiche Zellleib.

Sehen wir von einigen durch die Zweischaligkeit der Zellmembran und die Durchbohrung der letzteren durch Spalten u. s. w. bedingten Eigenthümlichkeiten ab, so unterscheidet sich der eigentliche Zellleib der Bacillariaceen in keinem Punkte wesentlich von demjenigen anderer erwachsener Pflanzenzellen. Wie bei diesen bildet das Protoplasma immer einen der festen Wand innig angeschmiegten Schlauch, dessen Inneres von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt ist. Bei manchen Formen (*Melosira*, vergl. Fig. 16) ist alles Protoplasma, welches die Zelle bildet, auf diesen Schlauch vertheilt, der auch überall annähernd gleiche Dicke besitzt. Bei anderen (*Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Suriraya*) kommt noch eine mittlere Plasmamasse hinzu, welche zwischen der Mitte der beiden Schalen ausgespannt ist, seitlich aber rings von Flüssigkeit umgeben ist, so dass sie die Gürtelbänder nicht berührt; an die Schalen setzt sie sich bald mit ihrem ganzen Querschnitt an, bald breitet sie sich hier zeltartig aus, so dass die Ansatzfläche nur einen Ring darstellt, während eine kegelförmige Flüssigkeitsmasse den Zwischenraum zwischen dem Wandbeleg der Schale und dem sich ausbreitenden Strangende erfüllt (grosse Arten von *Suriraya*, vergl. Fig. 11). Bei denjenigen Bacillariaceen, deren Schalen eine schmale langgezogene Form haben, ist dann dieser Strang in der Regel so massenhaft entwickelt, dass er den ganzen Querschnitt der Zelle ausfüllt (Naviculeen, Gomphonemeen, Cymbelleen, Amphoreen, Epithemieen, Nitzschieen, Achnantheen, Cocconeideen, Fragilarineen, Tabellarieen u. s. w.) und finden sich gleichzeitig meistens noch mehr oder minder starke Plasmaanhäufungen in den Zellenenden vor (Naviculeen). Die wässerige Zellflüssigkeit ist dann in der Mitte unterbrochen, die Zelle hat zwei grosse safterfüllte Vacuolen. Die mittlere Plasmamasse ist dabei bald ganz symmetrisch gestaltet, bald an der einen Gürtelbandseite stets breiter als an der anderen. Letzteres Verhalten finden wir namentlich bei denjenigen Formen, deren Schalen nach ihrer Längslinie unsymmetrisch oder doch nicht ganz symmetrisch sind (Cymbelleen, *Anomoconeis*, *Gomphonema*). Dünne frei durch den Zellsaft ausgespannte Plasmafäden werden namentlich bei den Coscinodisceen und Surirayeen häufig beobachtet.

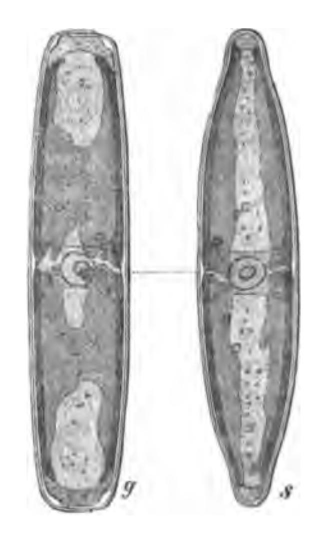
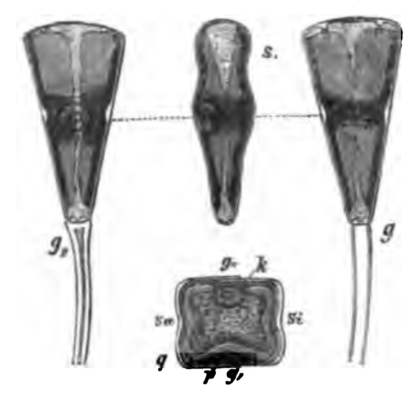


Fig. 9. (B. 252.)
Neidium firmum PF. g Gürtel- s Schalenansicht. In der Mitte und an den Enden grössere, dunkelgrau gehaltene Plasmamengen, in ersterer der Zellkern. Die schraffirten Stellen entsprechen den braungelben den Gürtelseiten anliegenden und auf die Schalen übergreifenden Endochromplatten. Die helleren, fein punktirten Stellen sind nur von einem dünnen Plasmaschlauch überzogen. Die kleinen Kreise stellen Oeltropfen dar.

Die Substanz des Bacillariaceenplasmas ergiebt keine Verschiedenheiten gegenüber derjenigen anderer Pflanzenzellen. Es ist auch hier eine farblose, durch zahlreiche eingelagerte Körnchen getrübte, schleimige Masse, die bei Einwirkung von Salzlösungen sich von der Zellhaut zurückzieht und in chemischer Hinsicht gegen Jod u. s. w. die bekannten Reactionen der Eiweisskörper zeigt. Auffallend sind höchstens die Differenzirungen, welche in der mittleren Plasmamasse mancher Formen auftreten. So finden wir (vergl. Fig. 12) in der mittleren Plasmaanhäufung der Pinnularien kurze dichtere Stränge, die sich bisweilen zu unter-

brochenen Bändern an einander reihen. Ganz ähnliche Bildungen sind später in pflanzlichen wie thierischen Zellen bei der Theilung mancher grosser Zellkerne aufgefunden worden. Da jedoch bei den Pinnularien oft neben diesen Strängen ein grosser deutlicher Zellkern mit Kernkörperchen sichtbar ist, so scheinen hier diese Strangbildungen mit der Kerntheilung nicht zusammenzuhängen. Von der letzteren ebenfalls ganz unabhängig sind ferner die dichteren Plasmabänder, welche sich bei *Anomoconeis*, *Cymbella*, *Gomphonema* (Fig. 10) u. a. dem Plasmaschlauch eingebettet zeigen und quer über eines der Gürtelbänder sich hinziehen. Oft werden dann die Endochromplatten durch derartige Bänder von der Wand abgedrängt.



(B. 258.) Fig. 10.

Gomphonema constrictum EHRBG. s Schalenansicht, g, g,, Gürtelbandansichten; unter s schematischer Querschnitt: Sa grössere, Si kleinere Schale, k Zellkern, p dichtes Plasmaband.

Die Zellkerne der Bacillariaceen bieten kaum etwas Besonderes: wo sie nicht sofort deutlich sind, treten sie bei Behandlung mit Alauncarmin und analogen Färbungsmitteln klar hervor. Sie liegen bald innerhalb grösserer Plasmamassen in der Mitte der Zellen (Naviculeen Fig. 9, Surirayeen, Coscinodisceen), bald sind sie dem wandständigen Plasmaschlauch eingebettet. (Melosireen, Eunotieen u. a.) Im ersteren Falle ist ihre Gestalt sphäroidal, im letzteren mehr linsenförmig mit einer flacheren, der Zellwand zugekehrten Seite. Ein Kernkörperchen (Nucleolus) ist in beiden Fällen deutlich erkennbar.

Nächst dem Zellkern bilden wohl die Endochromplatten den wichtigsten Theil der Bacillariaceenzelle. Wie wir bei den grünen Fadenalgen theils das Chlorophyll an flache linsenförmige Körner, theils an grössere verschiedenartig geformte Platten gebunden finden, so durchdringt auch der goldbraune Farbstoff der Bacillariaceen theils kleinere Körner von dichterem Plasma (*Melosira*, *Coscinodiscus*, *Biddulphia* u. s. w. (Fig. 16), theils grössere Platten (*Navicula*, *Pleurosigma*, *Pinnularia*, *Suriraya* u. s. w.). In beiden Fällen kann man mit Alkohol oder Aether den Farbstoff ausziehen und es bleiben auch danach die jetzt farblosen Körner und Platten in dem minder dichten, grobkörnigeren Plasma des auch vorher ungefärbten Zellenleibes deutlich sichtbar. Wo Endochromkörner vorkommen ist deren Zahl in jeder Zelle nicht bestimmt und steigt die erstere bei grosser *Coscinodiscus* u. s. w. ziemlich hoch, auf einige Hundert; ihre Begrenzung ist bald rund, bald buchtig oder sternartig mit stumpfen Lappen (*Melosira varians* Fig. 16). Wo dagegen grössere Endochromplatten sich finden, giebt es deren nur entweder eine oder zwei in jeder Zelle; lediglich kurz vor der Zelltheilung findet eine weitere Zerklüftung derselben statt. Sehen wir von allen solchen die Zellvermehrung einleitenden Vorgängen ab, so besitzen nur eine einzige Endochromplatte in jeder Zelle die Cocconeideen, die Gomphonemeen, Cymbelleen Amphoreen und Nitzschieen; bei der erstgenannten Gruppe liegt die am Rande vielfach eingeschnittene Platte der convexen Schale, bei den anderen (Fig. 10) der einen Gürtelseite an. Es soll damit zunächst nur gesagt sein, dass die Mittellinie der ziemlich symmetrischen Platte die angegebene Lage hat. Dieselbe erstreckt sich z. B. bei *Gomphonema*, *Amphora*, *Epithemia*, *Cymbella* nicht

nur auf beide Schalen, sondern erreicht auch noch die gegenüberliegende Gürtelseite, welche bald die convexe *(Amphora, Epithemia)*, bald die concave *(Cymbella)* ist. Zwei Platten in jeder Zelle finden wir sehr häufig. Bei den Surirayeen (Fig. 12), Synedreen und Eunotieen liegen dieselben den Schalen an und breiten sich seitlich mehr oder weniger weit auf die Gürtelbänder aus, bei den Naviculeen und verwandten Formen liegen sie dagegen auf den letzteren und erstrecken sich seitlich auf die Schalen (Fig. 9). In allen Fällen haben die Platten eine verhältnissmässig geringe Dicke und werden aussen wie innen von dem farblosen Plasma überzogen, doch ist die bedeckende Schicht so dünn, dass sie vielfach schwer wahrnehmbar ist. Bei den allermeisten Bacillariaceen überziehen die Platten den weitaus grössten Theil der Zellinnenfläche: fast die ganze Zelle erscheint braun gefärbt, nur schmale Streifen farblos. Es ist übrigens nicht immer auf den ersten Blick deutlich, dass es sich um grosse Endochromplatten handelt. Dieselben sind vielfach am Rande und bis fast zur Mitte durch schmale Einschnitte so zerklüftet, dass eine Menge einzelner getrennter Lappen vorhanden zu sein scheinen *(Pleurosigma, Suriraya)*. Die dunkleren Streifen, welche z. B. auf der Schalenansicht in Fig. 9 dicht an der rechten und linken Zellwand erscheinen und in der Natur dunkelbraun aussehen, entsprechen denjenigen Stellen, wo man durch grössere Strecken, hier durch die ganze Breite der die Gürtelseiten bedeckenden Endochromplatten hindurch sieht. Die Wanderungen und Spaltungen der letzteren sollen erst bei der Zelltheilung besprochen werden.

Die braune Färbung der Endochromplatten wird nicht durch einen einheitlichen Farbstoff hervorgebracht, sonderen beruht auf der Anwesenheit einer grünen, mit dem Chlorophyll der rein grünen Algen übereinstimmenden und einer eigenen als Diatomin bezeichneten goldbraunen Substanz[1]) — beide sind in Alkohol, Aether, Benzol u. s. w. löslich und kommen in verschiedenen Mengenverhältnissen vor. Während z. B. *Fragilaria virescens* ganz entschieden grünliche Endochromplatten besitzt, werden die letzteren bei den meisten Arten erst nach dem Tode der Zelle grün, nachdem vorher die Farbe rein goldbraun war. Es scheint eben der Diatomin überaus leicht zerstört zu werden, während das Chlorophyll beständiger ist. Besonders deutlich sieht man die Farbenänderuhg auftreten, wenn man Meeresbacillarien in Süsswasser bringt, oder wenn man Süsswasserformen mit Wasser erwärmt, oder mit Salzsäure behandelt. Schüttelt man den alkoholischen beide Farbstoffe enthaltenden Auszug mit Benzol, so enthält man eine Trennung — im Alkohol bleibt wesentlich der Diatomin, im Benzol das Chlorophyll gelöst. Die Absorptionsspektren beider Farbstoffe stehen einander sehr nahe.

Von sonstigen Inhaltskörpern der Zelle ist als allgemein verbreitet nur noch fettes Oel zu nennen, welches in grösseren und kleineren Tropfen dem Plasma eingebettet oder auch im Zellsaft vorkommt (Fig. 9) und an seiner raschen Schwärzung durch Osmiumsäure zu erkennen ist. Stärke ist in den Bacillariaceen niemals gefunden worden.

---

[1]) Kützing, Die kieselschaligen Bacillarien. pag. 22. Nägeli, Gattungen einzelliger Algen, Askenasy in Bot. Zeit. 1867, pag. 235. Kraus und Millardet, Mém. d. l. soc. d. scienc. natur. de Strassburg. 1866—70. Nebelung in Bot. Zeit. 1878. pag. 394.

III. Die Lebenserscheinungen der Bacillariaceen.

1. Ernährung und Stoffwechsel.

Wir dürfen nicht daran zweifeln, dass die Bacillariaceen wie die normalen höheren grünen Pflanzen ihre organische Substanz unter dem Einfluss des Lichts aus Kohlensäure und Wasser bilden. Hat man irgend grössere Mengen beisammen, so ist die Abscheidung von Sauerstoff sehr leicht zu constatiren — ja es ist etwas ganz Gewöhnliches, dass die in dicker Schicht den Schlamm seichter Gewässer überziehenden Bacillariaceenmassen von den durch ihre Assimilationsthätigkeit entwickelten Gasblasen, die aus der schleimigen Masse nicht entweichen können, an die Oberfläche des Wassers emporgehoben werden. Das Bedürfniss der Süsswasserformen für Aschenbestandtheile scheint nicht gross zu sein oder es genügen ihnen wenigstens sehr verdünnte Lösungen. Das letztere gilt namentlich hinsichtlich der Kieselsäure, die zwar allgemein verbreitet aber nur in minimaler Menge im Wasser vorkommt. Da Stärke niemals gebildet wird, so ist das fette Oel das erste sichtbare Product der Assimilation. Dasselbe häuft sich namentlich dann an, wenn die Zellen in etwas ungünstigen Verhältnissen, z. B. in kleinen Schalen im Zimmer cultivirt werden, wo wohl die Theilung langsamer vor sich geht.

2. Bewegungserscheinungen.

Wir können hier trennen die im Innern der Zelle wahrnehmbaren Strömungen u. s. w. von den Ortsbewegungen, welche die ganzen Zellen der Bacillariaceen ausführen. Die ersteren zeigen die grösste Analogie mit den auch in anderen Pflanzenzellen beobachteten Erscheinungen. Nur wenige Bewegungen beruhen, wie das leicht zu beobachtende Aufsteigen der Oeltropfen des Zellsaftes an die jeweilige Oberseite der Zelle, nur auf dem specifischen Gewicht der verschiedenen Inhaltskörper; die allermeisten Ortsveränderungen im Innern der Zelle sind von den Bewegungen des Protoplasmas abhängig. Plasmaströmung in constanter Bahn, also eine in sich selbst zurückkehrende an der einen Seite des plasmatischen Wandbelegs aufsteigende, an der anderen abwärts gerichtete Bewegung, wie wir sie bei *Vallisneria* u. s. w. finden, scheint selten zu sein; nur die von SCHULTZE[1] bei *Rhizosolenia* in den dem grössten Durchmesser der Zelle parallel längs der Zellwand verlaufenden ziemlich zahlreichen (bis 16) Plasmafäden beobachteten Erscheinungen mögen wohl hierher gehören. SCHULTZE schreibt darüber: »Die Strömung ist in jedem der Fäden eine doppelte. Kleine Körnchen fliessen in einer mehr homogenen Grundsubstanz bald schneller bald langsamer, häufen sich hier zu einem Klümpchen, sind dort nur einzeln zu erkennen, ragen am Rande über die Oberfläche des Fadens hinaus oder sind scheinbar ganz in ihn eingebettet. Oft werden einzelne oder viele der Farbstoffbläschen (Endochromkörner) mit von dem Strome ergriffen und eine Strecke weit fortgeführt, andere liegen ruhig zwischen den Strömchen in einer äussersten nicht bewegten Schicht.« Weit verbreiteter finden wir ein reiches weit verzweigtes Netz von Plasmafäden, in welchen lebhafte Strömungen in wechselnden Bahnen stattfinden. So nach SCHULTZE bei *Coscinodiscus, Biddulphia,* nach eigenen Beobachtungen in vereinfachter Form namentlich bei *Suriraya,* wo grosse Oeltropfen an den Fäden rasch hin und hergeschoben werden, und in der Minute etwa $\frac{1}{10}$ Millim. durchlaufen[2].

[1]) Innere Bewegungserscheinungen bei Diatomeen. MÜLLER's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1858, pag. 334.

[2]) PFITZER, Untersuchungen. pag. 112.

Bewegungen der ganzen Zellen sind fast allgemein verbreitet — selbst die sonst anderen Pflanzen epiphytisch ansitzenden, auf Gallertstielen stehenden oder von Gallertröhren umschlossenen Zellen zeigen, sobald sie irgendwie frei geworden sind, fortschreitende Bewegung. Besonders lebhaft ist die letztere bei den Nitzschieen und Naviculeen — ganz unbeweglich scheinen die Melosiren und einige andere fadenbildende Formen zu sein. Die grösste beobachtete Schnelligkeit betrug 1 Millim. in 43 Sekunden[1]).

Was die Art und Weise der Bewegung betrifft, so rücken die Zellen in der Regel ihrem längsten Durchmesser nach fort und zwar bald ziemlich gleichmässig, bald mehr stossweise. Kleine Hindernisse, wie Sandkörnchen und Pflanzenreste werden entweder bei Seite geschoben, oder es bahnt sich die Bacillarie auch wohl ihren Weg mitten durch einen ganzen Haufen solcher Hindernisse, oftmals stillstehend, schliesslich wieder freie Bahn erreichend. Ein unüberwindliches Hemmniss lenkt auch wohl die Zelle von ihrer Bahn ab. Gewöhnlich folgt der Bewegung nach einer Richtung eine kurze Ruhepause, worauf dann der eben gemachte Weg wieder rückwärts durchmessen wird. Eine bestimmte Richtung zeigen die auf dem Objectträger sich bewegenden Bacillariaceen nicht: im grossen Ganzen müssen aber die Lichtstrahlen einen orientirenden Einfluss haben, denn eine gut durchgeschüttelte Schlammprobe zeigt nach einigem ruhigen Stehen im Lichte fast alle lebenden Bacillariaceen oben auf dem Schlamm versammelt — sie arbeiten sich aus den dunklen tieferen Schichten empor, auch wenn die letzteren specifisch leichter sind. Besonders merkwürdig sind die Bewegungen der *Bacillaria paradoxa:* »Eine Gruppe von 20—30 stäbchenförmigen Zellen, welche alle mit ihren langen Seiten in einer Ebene dicht aneinander liegen, so dass die Gruppe in der Ruhe eine dünne, viereckige Tafel vorstellen würde, ist in der lebhaftesten Bewegung begriffen, indem alle Einzelexemplare sich an einander verschieben, vorwärts, rückwärts in allen möglichen Lagen, wie Stäbchen sie zu einander annehmen können, ohne dass ein einziges aus dem Zusammenhang mit den übrigen heraustritt, bald zu einer langen Kette ausgezogen, deren Glieder sich nur noch mit minimalen Abschnitten der Seitenränder berühren, bald zu einem Parallelepipedon zusammengeschoben, jetzt eine Figur bildend, wie ein Schwarm wilder Gänse, in welchem die mittelste den Führer macht und den Scheitel eines Winkels einnimmt, dessen langausgezogene Schenkel die übrigen bilden, dann eine der anderen, in unregelmässiger Anordnung vorauseilend — so wechseln sie in schneller Folge ihre Lage, indem jede ohne sichtbare Bewegungsorgane gleitend an dem Nachbar sich hinschiebt.«[2])

Ueber die Ursachen dieser Ortsveränderungen stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die eine, zuerst von Nägeli ausgesprochen, neuerdings von Mereschkowski[3]) verfochten, sucht die Bewegungen auf den Rückstoss von Wassermassen zurückzuführen, welche bei den endosmotischen Processen des Stoffwechsels ausgestossen werden. Die andere, von M. Schultze begründet, von dem Verf. dieser Zeilen und später von Engelmann[4]) u. A. weiter vertreten, setzt voraus, dass durch die oben besprochenen Spalten u. s. w. der Zellhaut das Protoplasma nach aussen hervortrete und die Bewegungen der ganzen Zelle vermittle. Nach

---

1) Schumann, Wanderungen u. s. w. pag. 117.

2) Schultze, Die Bewegung der Diatomeen. Archiv f. mikr. Anatomie. I. 1865. pag. 396.

3) Botan. Zeitung. 1880. pag. 529.

4) Botan. Zeitung. 1879. pag. 49.

der ersten Hypothese sind die letzteren ein wirkliches Schwimmen, nach der zweiten mehr ein Kriechen auf fester Unterlage.

Prüfen wir zunächst die Thatsachen, welche SCHULTZE's Auffassung, der ich mich auch heute noch anschliesse, stützen. Am besten wäre dieselbe natürlich bewiesen, wenn es gelänge, das aus den Spalten der Zellmembran hervortretende Plasma zu sehen. So viele Mühe man sich aber auch in dieser Richtung gegeben hat, so war dieselbe bisher umsonst. Doch kann man daraus noch keinen Gegenbeweis herleiten. Denn es ist jedenfalls eine äusserst schwierige Aufgabe, eine sehr dünne Schicht körnchenfreien Plasmas auf der stark lichtbrechenden Schale zu sehen und namentlich eine solche Plasmaschicht von mancherlei optischen Erscheinungen, welche auch dem Schalenrande parallele Linien ergeben, zu unterscheiden. Wohl aber können andere, gleich zu besprechende Thatsachen kaum ohne die Annahme frei vortretenden Plasmas erklärt werden. Beobachtet man nämlich z. B. eine auf einer Schale liegende *Pinnularia* in natürlich trübem oder noch besser in künstlich durch fein vertheilten Indigo oder Karmin getrübtem Wasser, so sieht man sehr häufig, dass längs der Spalten Klümpchen der Farbstoffkörner mit grosser Schnelligkeit auf und ab bewegt werden. Es bilden sich dabei keine Strudel in der trüben Flüssigkeit; alles ausser den gewissermaassen unmittelbar von den Bacillariaceen ergriffenen Klümpchen bleibt auch in nächster Nähe des Spalts in vollkommener Ruhe. Gewöhnlich wird der erfasste Körper von einem Knoten zum anderen geschoben, liegt dann eine kurze Weile still und kehrt dann zum ersten Knoten zurück. Nur selten wird das Klümpchen über den Knoten fort von einer Naht zur anderen geschleudert. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass einmal Wimperbewegung nicht vorhanden ist, da durch eine solche lebhafte Strudel entstehen müssten: aber auch austretende Wasserströme, wie man sie zur Erklärung dieser Gleitbewegungen herangezogen hat, müssten die feinen im Wasser suspendirten Körper in der Nähe des Spaltes in Bewegung bringen, während, wie bemerkt, lediglich das erfasste Klümpchen fortschreitet. Ich kann hier nicht ohne die Voraussetzung auskommen, dass Plasma aus dem Spalt hervorkommend die Körper bewegt und werde darin weiter bestärkt durch den Umstand, dass einmal in ganz ähnlicher Weise im Innern der Bacillariaceen Oeltropfen auf leicht sichtbaren Plasmafäden fortgleiten, und dass zweitens bei *Pleurosigma* von SCHULTZE der Spalte parallele Strömungen in dem ihr innen anliegenden Protoplasma gesehen wurden.

Ein zweites wichtiges Moment ist dann, dass Bacillariaceen in reinem Wasser sich nicht frei schwimmend zwischen Objectträger und Deckglas bewegen, sondern stets mit einer ihrer Spalten dem einen oder dem anderen anliegen, dass sie also am Glase entlang kriechen. Sie können sich dabei sehr fest an dasselbe anheften – oft braucht man sehr starke Stösse am Deckglas, ja ein förmliches Hin- und Herreiben, um die festgelegte Zelle loszumachen. Ein derartiges Anhaften kommt auch in der Weise vor, dass die Zelle nur mit einem Ende am Glase ansitzt, und frei pendelt. Alles das setzt eine plasmatische Masse zwischen Schale und Glas voraus — wäre die Zelle einfach durch Schleim angeklebt, so würde sie sich nicht gleichzeitig fortbewegen können, ohne ihre Verbindung mit dem Glase zu verlieren. Während übrigens die Zellen sich bewegen, können sie auch gleichzeitig an der freien Schalenseite fremde Körper in beliebiger Richtung auf den Spalten fortschieben.

Im freien Wasser schwimmen somit die Bacillariaceen wohl überhaupt nicht, sondern sie ziehen sich nur an fremden Körpern entlang und wo wir sie auf der

Wasseroberfläche finden, müssen sie wohl durch Strömungen im Wasser oder durch Gasentwicklung emporgehoben sein.

Dass wir das aus Spalten der Schale hervortretende Plasma nicht sehen, ist sehr wohl verständlich, wenn dasselbe körnerfrei ist und in seiner Lichtbrechung vom Wasser kaum differirt. Sieht man doch oft, dass eine Bacillarie irgend einen fremden Körper in einiger Entfernung hinter sich herschleppt, ohne dass es auch mit guten optischen Hülfsmitteln gelingt, den unzweifelhaft vorhandenen verbindenden Faden wahrzunehmen.

Was dann die andere Hypothese angeht, welche die Bewegung aus dem Rückstoss austretender Wassermassen zurückführen will, so stösst dieselbe auf die schwersten Bedenken. Wenn einmal von den Vertretern der eben besprochenen Ansichten verlangt wird, sie sollten das frei zu Tage tretende Plasma nachweisen, so darf billiger Weise verlangt werden, dass andererseits auch das austretende Wasser irgendwie gezeigt werde Wenn man aber Bacillariaceen in gefärbtem oder durch feine farbige Körnchen getrübtem Wasser sich bewegen lässt, so bemerkt man weder jemals eine helle Stelle hinter der fortschreitenden Zelle, noch sieht man lebhafte Wirbelbewegungen der Körnchen, wie sie entstehen müssten, wenn Wasserstrahlen mit nennenswerther Geschwindigkeit ausgestossen würden. Nun behauptet zwar MERESCHKOWSKI gesehen zu haben, dass Bacterien vom Hinterende der *Bacillaria* abgestossen wurden — genaue und wiederholte Beobachtungen zeigten mir aber, dass eine derartige Abstossung nicht stattfindet. Wenn die Zelle in getrübtem Wasser vorschreitet, müssen natürlich hinter ihr Strömungen im Wasser entstehen und also die suspendirten Theilchen in Bewegung gerathen — dieselben bewegen sich aber nicht fort von der fortschreitenden Zelle, sondern sie folgen ihr von seitwärts und rückwärts, indem sie gewissermaassen in die bei der Fortbewegung entstehende Lücke einströmen. Ausserdem beschränkt sich diese ganze Bewegung kleiner Theilchen auf einen ganz engen Raum.

Wollte man aber auch zugeben, es sei die Ausstossung von Wasser wohl möglich, ohne dass sie irgendwie äusserlich sichtbar würde, so bliebe doch noch eine viel grössere, meines Erachtens unüberwindliche Schwierigkeit übrig, nämlich die, dass am Hinterende der sich bewegenden Bacillariaceen gar keine Oeffnungen vorhanden sind: das Wasser müsste also entweder mit grosser Reibung durch unsichtbare, unmessbar feine Löcher austreten, oder es müsste gar, wie gerade behauptet worden ist, diosmotisch durch die Membranen gehen. Dass in beiden Fällen überhaupt ein für die Bewegung der ganzen Zelle genügender Rückstoss stattfindet, möchte ich denn doch bezweifeln — wenigstens hat wohl noch Niemand solche diosmotische Rückstösse durch eine Membran hindurch gesehen.

Bis auf Weiteres möchte daher die Auffassung, welche den Bacillariaceen frei zu Tage tretendes Plasma zuschreibt, den Vorzug verdienen. Wenigstens möchten die gewöhnlichen Sätze der Hydrodynamik nicht ausreichen, um aus einem jedenfalls minimalen Wasseraustritt aus den seitlich vorhandenen Spalten die geradlinig fortschreitenden Bewegungen der Bacillariaceen zu erklären.

3. Ruhezustände.

Wenn es auch im Entwicklungsgang der letzteren keine eigentlichen Ruhesporen giebt, so können doch die gewöhnlichen vegetativen Zellen auf längere Zeit ihre Bewegungen u. s. w. einstellen und in einem sehr passiven Zustand

günstigere Verhältnisse abwarten. Es ist zunächst mehrfach nachgewiesen worden, dass die Lebensfähigkeit der Bacillariaceen durch das Gefrieren des sie enthaltenden Wassers nicht gefährdet wird; sehr oft frieren die von ihnen bewohnten seichten Lachen bis zum Boden zu und auch die auf nassen Steinen, im nassen Moos vorkommenden Formen sind jährlich hohen Kältegraden ausgesetzt. SCHUMANN[1]) berichtet, dass er nach dreitägiger ungewöhnlicher Kälte, die bis 25° C. stieg, ein auf freier Wiese liegendes gefrornes Stückchen Erde im Zimmer aufthaute und eine halbe Stunde darauf mehrere Naviculeen in lebhafter Bewegung sah. Wie hohe Kältegrade überhaupt die Bacillariaceen im gefrornen Zustande aushalten, bleibt noch zu untersuchen; jedenfalls kommen sie auch in den Polargegenden reichlich vor.

Auch das Austrocknen der Gewässer tödtet die Bacillariaceen nicht, wenn es nur langsam genug vor sich geht. PETIT[2]) fand bei den im trocknen Schlamm eingebetteten Zellen das Plasma ganz nach einem Ende zusammengezogen: es dehnte sich aber selbst nach acht Monaten noch aus und erfüllte wieder in normaler Weise die auch wieder beweglich gewordenen Zellen. Es dauerte jedoch immerhin acht Tage, bis das Leben wieder vollständig erwacht war. Ob andere Angaben[3]), nach welchen dies auch nach mehrjähriger Pause geschieht, glaubwürdig sind, will ich dahin gestellt sein lassen — es können leicht bei mangelnder Vorsicht zu dem ganz ausgestorbenen trockenen Schlamm durch das zugefügte Wasser oder durch den Staub lebende Bacillariaceen gelangen, die dann aus dem ersteren hervorgekommen zu sein scheinen.

Als eine besondere Form von Ruhezuständen möchte ich die sogen. »Craticularbildungen« betrachten. Dieselben erhielten ihren Namen von *Surirays Craticula* EHRBG., einer Form, welche später als ein Entwicklungszustand von *Navicula cuspidata* KTZ. erkannt wurde, und besteht das Charakteristische dieser Bildungen darin, dass sich das Protoplasma von den alten Schalen zurückzieht und ein paar neue Schalen von abweichender Gestalt abscheidet. Von den pag. 413 erwähnten inneren Schalenbildungen sind die hier in Rede stehenden dadurch verschieden, dass bei jenen das Protoplasma der Zellen durch die Oeffnungen der inneren Schalen hindurch die ganze Innenfläche der Schalen und den grössten Theil der Gürtelbänder überzieht, während bei den Craticularzuständen zwischen den inneren und den äusseren Schalen ein nur mit Wasser erfüllter, nichts Lebendes enthaltender Hohlraum liegt, in welchen dann natürlich auch die Endochromplatten nicht hineinragen. Solche Bildungen sind namentlich häufig bei *Himantidium*; sonst wurden sie noch bei *Meridion*, *Fragilaria*, *Odontidium*, *Navicula* u. A. beobachtet. Bei letzterer Gattung zeigen die inneren Schalen grobe, nach innen vorspringende Querrippen, wodurch sie einige Aehnlichkeit mit *Suriraya Gemma* erhalten und EHRENBERG's Irrthum begreiflich wird. Bei *Achnanthes*, *Achnanthidium*, *Schizonema*, wiederholt sich der Process mehrmals[4]), wobei immer nur die beiden innersten Schalen den lebenden Zellleib umschliessen. Es entstehen in dieser Weise sehr wunderliche Gebilde, die jederseits eine Menge in einander eingeschachtelter und deshalb natürlich nach innen immer kleiner werdender Schalen zeigen. Ob ähnliche bei *Orthosira*-

[1]) Preussische Diatomeen. pag. 173.
[2]) Bullet. d. l. Soc. botan. d. France. XXIV. pag. 376.
[3]) Z. B. Journ. Royal microsc. Soc. I. pag. 150.
[4]) SMITH, British Diatomaceae. II. pag. 29. Fig. 302; PFITZER, Untersuchungen pag. 104
[5]) SMITH, a. a. O. II. pag. 60. Fig. 335, GRUNOW in Monthly microsc. Journal. Vol. 18. pag. 105

beobachtete vielschalige Bildungen, bei denen aber die Schalen nach innen zu immer grösser werden, hierher zu rechnen sind, ist noch ungewiss. Der Inhalt der craticularen Bacillariaceen pflegt sich durch grossen Reichthum an fettem Oel auszuzeichnen, welches ja namentlich bei stockender Vegetation gebildet wird.

4. Zelltheilung.

Wir kennen bei den Bacillariaceen nur einen Vermehrungsvorgang, d. h. nur einen Prozess, welcher aus einer Mutterzelle mehrere Tochterzellen hervorbringt, nämlich die Zweitheilung der Zellen — alle die ungeheuren Mengen von Bacillariaceen, wie sie so rasch in stehenden, eben gebildeten Lachen auftreten, stammen aus der immer wieder sich vollziehenden Wiederholung dieses Vorganges. Wieviel Zeit zwischen je zwei aufeinander folgenden Theilungen vergeht, ist noch kaum entschieden, doch scheint der Prozess namentlich im Frühjahr sehr rasch zu verlaufen.

Der Theilungsvorgang selbst wird stets dadurch eingeleitet, dass die Breite der Zelle, d. h. der Abstand der beiden Schalen sich durch Auseinanderrücken der Gürtelbänder vergrössert, so dass die letzteren während der Theilung sich nur noch mit einem schmalen Streifen berühren (vergl. Fig. 11. 12.) In vielen Fällen behalten dabei die Endochromplatten ihre Lage unverändert bei (*Neidium*, Cymbelleen, Gomphonemeen, Amphoreen, Nitzschieen, Surirayeen u. s. w.) — in andern wandern sie vorher. So rücken sie bei *Navicula*, *Pinnularia* von den Gürtelbändern auf die Schalen hinüber. Im ersteren Falle geht ihre Zerklüftung der Zelltheilung voraus, im letzteren findet sie nachträglich statt. Wo Endochromkörner vorhanden sind, werden dieselben vom Theilungsvorgang direkt nicht berührt, sondern es erbt jede Tochterzelle etwa die Hälfte der Endochromkörner ihrer Mutterzelle — eine Verringerung der in jeder Zelle vorkommenden Anzahl wird dadurch vermieden, dass die Endochromkörner sich wie die Chlorophyllkörner unabhängig von der Zelltheilung durch Zweitheilung vermehren.

Die Zerklüftung der Endochromplatten erfolgt in verschiedener Weise. Bei *Gomphonema*, *Cymbella* u. a. zerfällt die einzige Platte, welche jede Zelle besitzt durch zwei von den Enden her nach der Mitte vorschreitende Einschnitte allmählich in zwei Platten (vergl. Fig. 10). Bei *Neidium*, *Pinnularia* tritt gleichzeitig

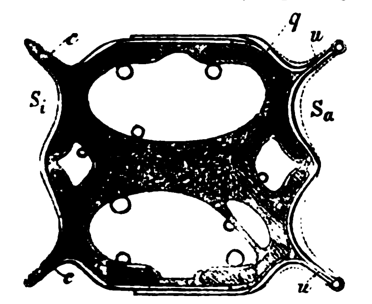




Fig. 11. (B. 254.)

Suriraya calcarata Pf. Schematische Querschnitte einer ungetheilten und einer eben getheilten Zelle. Sa die grössere, Si die kleinere Schale, u dünnere lumenlose, c dickere röhrenförmige Theile der Flügel.

mit den von den Zellenden her vorrückenden Buchten eine mittlere Oeffnung auf, so dass die Platten in einem mittleren Zustand aus zwei durch ein Paar dünne Querbänder verbundenen Stücken bestehen (Fig. 9, 12), die sich endlich

durch Zerreissen der Bänder vollständig trennen. Bei *Navicula* werden die auf die Schalen übergetretenen beiden Endochromplatten durch je zwei in schräger Richtung nach der Zellmitte hin weitergehende Einschnitte zerklüftet. Bei *Himantidium* erfolgt die Theilung in den beiden je eine Schale bedeckenden und sich seitlich auf die Gürtelbänder erstreckenden Platten durch je einen quer verlaufenden Einschnitt. Endlich bei *Suriraya* (Fig. 11) spaltet sich jede Platte parallel ihrer Fäche in zwei neue.

Unter allen Umständen ist kurz vor der Zelltheilung ein heller, endochromfreier Ring vorhanden, welcher sich in der Mitte der Zelle, da, wo die Gürtelbänder einander noch bedecken, rings um die erstere herumzieht und der Ort des eigentlichen Spaltungsvorganges ist.

Dem letzteren geht stets eine Theilung des Zellkerns voraus. An einer anderen Stelle soll über diese ausführlicher berichtet werden — hier sei nur betont, dass ähnliche Körnerplatten und Streifungen, wie sie neuerdings so vielfach bei der Kerntheilung beobachtet wurden, auch in der hier zu besprechenden Pflanzengruppe vorkommen. Sehr bemerkenswerth ist ferner, dass die Verbreiterung und Theilung des Kerns vielfach nicht in einer die Schalenmitten verbindenden Linie, sondern vielmehr parallel dem Längen- oder Querdurchmesser der Schalen erfolgt, worauf dann erst nachträglich die neu gebildeten Kerne an ihre Plätze rechts und links von dem oben erwähnten hellen Ring treten.

Die Theilung der Zelle erfolgt, wie es scheint, sowohl bei Tage als bei Nacht. Im einfachsten Fall *(Navicula, Pinnularia)* schneidet eine von Anfang an scharf und deutlich sichtbare schwarze Linie von den Zellenden her vordringend in das wandständige Plasma ein, zuerst dicht am Gürtelband von zwei rechten Winkeln begrenzt, wenig später hier sich zu einem kleinen etwa dreieckiger Zwischenraum erweiternd. Diese schwarze Linie entspricht einer rings um die Zelle gehenden, beiderseits von Plasma umgebenen Ringfurche, die immer weiter nach innen vorschreitend die Zelle durchschneidet. Die mittlere Plasmamasse erscheint kurz vorher in der Mitte verschmälert, rechts und links breiter; sobald sie von der Ringfurche erreicht wird, zieht sie sich beiderseits an ihr hinauf. Bei *Suriraya* (Fig. 5) fliesst diese mittlere Masse kurz vor der Theilung nach dem breiteren Zellende hin ab — die ebenfalls als scharfe schwarze Linie erscheinende theilende Furche tritt hier zuerst allein am schmalen Zellende a. und hat schon die Zellmitte erreicht, wenn eine seichte Einbuchtung in der grossen Plasmamasse sichtbar wird; noch später beginnt die letztere sich ebenfalls vom Gürtelband her zu spalten, worauf dann die Theilung schnell vollendet ist und die Plasmamasse wieder nach der Zellmitte abströmt.

Wir haben jetzt schon zwei Zellen, deren jede mit einem Kern und der Hälfte des vorhandenen Endochroms versehen ist; dagegen besitzen die eben entstandenen Tochterzellen nur je eine, von der Mutterzelle ererbte Schale. Indem dann die sich berührenden noch nackten Flächen der Tochterzellen anfangen feste Membran auszuscheiden, entstehen zunächst (Fig. 12) zwei neue dünne Schalen, welche rasch an Dicke zunehmen und die charakteristischen Knoten, Flügel oder sonstigen Zeichnungen bilden. Erst etwas später sieht man ringsum am Rande der neugebildeten Schale auch ein neues Gürtelband — dasselbe ist somit von Anfang an vom ererbten, älteren umschlossen und mit ihm nicht in organischem Zusammenhang. Indem dann die beiden Tochterzellen Wasser aufnehmen, verbreitern sie den Abstand ihrer beiden Schalen; dadurch

kommen allmählich die beiden alten, ererbten Gürtelbänder ausser Berührung und die neugebildeten werden nach aussen hin mehr und mehr frei.

Hinsichtlich der für die einzelnen Stadien des Theilungsvorganges nothwendigen Zeit sei noch hinzugefügt, dass die Wanderung der Endochromplatten bisweilen nachweislich in wenigen Stunden stattfindet. Die die Kerntheilung einleitenden Vorgänge gehen dagegen der Theilung ziemlich lange Zeit vorher und scheinen langsam zu verlaufen. Die eigentliche Durchschneidung der Zelle dauerte vom ersten Auftreten der Ringfurche bis zur vollkommenen Zerklüftung bei *Navicula* nur 4 Minuten, bei *Pinnularia* etwa ½ bis ¾ Stunde. Bei *Suriraya* waren ¾ Stunde nach der Theilung schon zwei deutliche neue Schalen gebildet, welche einander nicht mehr berührten, zwanzig Minuten später waren schon die Anlagen der Flügel sichtbar und nach weiteren zwanzig Minuten waren die letzteren im Wesentlichen vollendet (Fig. 11). Unter ungünstigeren Umständen verlaufen diese Erscheinungen bisweilen auch erheblich langsamer.




Fig. 12. (B. 255.)
Pinnularia viridis EHRBG. unmittelbar nach der Zelltheilung; links Gürtel-, rechts Schalenansicht.

Selbstverständlich müssen nach vollständiger Theilung häufig die Endochromplatten noch fernere Gestalts- und Ortsveränderungen vornehmen, um an ihre definitiven Plätze zu gelangen. Bei *Navicula* liegen sie z. B. anfangs schräg gegen einander und werden erst allmählich parallel; bei *Himantidium* stehen sie ursprünglich über einander und schieben sich so an einander vorbei, dass sie neben einander zu liegen kommen. Bei *Suriraya* (Fig. 11) sind sie nach vollzogener Zelltheilung noch theilweise in Berührung, dann rücken die inneren beiden Platten auf die neugebildeten Schalen hinüber, während die in der Figur noch zwischen den letzteren und je einer Platte liegende grosse Plasmamasse zwischen die beiden Platten jeder Zelle zu liegen kommt.

Ueberall wo eine Längstheilung der Platten durch Einschnitte geschieht, müssen natürlich die beiden jungen Endochromplatten noch stark in die Breite wachsen, um die normalen Dimensionen, welche die Platten vor der Theilung hatten, zu erreichen. Man erkennt daher leicht die eben durch Theilung entstandenen Zellen an der geringen Breite ihrer Endochromplatten, beziehungsweise an den trotz weit über einander greifender Gürtelbänder breiten, farblosen Längsstreifen auf der Schalen- oder Gürtelbandansicht.

Nur wenige, sämmtlich mit Endochromkörnern versehene Gattungen zeigen bei der Zelltheilung besondere Eigenthümlichkeiten. So zunächst *Isthmia*[1]): die stark gewölbten, von einem Ende zum anderen schräg abfallenden Schalen geben hier der Zelle entweder, wenn nämlich die höchsten Stellen beider Schalen einander gegenüber liegen, die Form eines Rhombus, oder aber, wenn sie auf derselben Seite sich befinden, diejenige eines Trapezes. Die Theilungsebene liegt

[1]) COX, Etude sur le mode de végétation et de réproduction de *l'Isthmia nervosa*. Brébissonia I, pag. 13.

in beiden Fällen schief und ist im ersteren Falle keiner, im letzteren nur der einen Schalenkante annähernd parallel, im ersteren Falle sind somit beide Tochterzellen Trapeze, im letzteren entsteht eine rhombische und eine trapezförmige Tochterzelle, so dass natürlich die Trapeze an Zahl überwiegen.

Besonders zu besprechen ist dann ferner die sehr ungenügend bekannte Zelltheilung von *Rhabdonema, Tabellaria* und *Tetracyclus*, d. h. den Gattungen mit zahlreichen unvollständigen Scheidewänden an einer Zelle. Es sind hier zwei Deutungen möglich. Entweder es sind nur zwei Gürtelbänder da und die kurzen Ringe, welche man zwischen je zwei Innenschalen, z. B. bei *Rhabdonema* so deutlich sieht, sind umgebogene, übergreifende Schalenränder — dann bietet auch der Theilungsvorgang, bei welchem nun undurchbrochene Endschalen gebildet werden, nichts Besonderes. Oder aber es entsteht mit jeder Innenschale ein kurzes, ihr angewachsenes Gürtelband, welches von dem benachbarten älteren umfasst wird und das nächst entstehende jüngere umschliesst — dann könnten wir, da jedesmal eine Schale mit Gürtelband gebildet wird, jede Bildung einer Innenschale als eine Art unvollständiger Zelltheilung betrachten und es besässe jede Zelle von *Rhabdonema* u. s. w. eine Menge von Schalen, von denen nur die äussersten, beziehungsweise die bei der wirklichen Zweitheilung entstehenden undurchbrochen sind, und eben so viele Gürtelbänder, als Schalen vorhanden sind. Es ist nun noch nicht gelungen durch direkte Wahrnehmung zwischen beiden Alternativen zu entscheiden. Für die letztere spricht einmal der Umstand, dass die Zellen von *Rhabdonema* in der Gürtelbandansicht starke Krümmungen zeigen, welche weit leichter an einem System kurzer Ringe, als an zwei langen Ringen ausführbar sind. Zweitens liegt die helle Zone, in welcher die Bildung neuer Innenschalen stattfindet, vielfach weit entfernt von der Zellmitte und ist dann häufig das grössere Stück dasjenige, welchem das grössere umfassende Gürtelband zugehört: setzen wir voraus, dass dieses einheitlich ist, so sind wir zu der Annahme gezwungen, dass das äussere, ältere Gürtelband, obgleich es nicht direkt mit dem Plasma in Berührung ist, längere Zeit am Rande wachse. Endlich hat man bei *Rhabdonema*[1]) drei Kerne in einer Zelle beobachtet, was auch mit dem Stattfinden successiver unvollkommener Zelltheilungen stimmen würde.

Ob nach vollendeter Theilung die Zellen in Zusammenhang bleiben oder auseinanderfallen, hängt wesentlich von dem Grade der Gallertbildung und überhaupt von der Adhäsion der einander die Rückseiten zuwendenden neuen Schalen ab. Ob dieselben sich nachträglich convex krümmen oder eben bleiben, ist in dieser Hinsicht ohne erhebliche Bedeutung, da wir sowohl bei ebenen *(Synedra — Himantidium)*, als bei stark gewölbten Schalen *(Navicula cuspidata — Melosira nummuloides)* freie und fadenförmig zusammenhängende Zellen antreffen. In den letzteren Fällen dürfen wir wol annehmen, dass die ganzen Schalen oder ihre Mittelregion gallertartig wird — bei *M. nummuloides* sind ja die die Zellen zusammenhaltenden Gallertpolster unmittelbar sichtbar. Bilden dieselben sich nicht in der Mitte, sondern an einem Ende der Schalen, so entstehen die zickzackartig gebrochenen Fäden, wie wir sie bei *Biddulphia, Grammatophora, Odontidium* u. s. w. kennen. Die gestielten Formen verhalten sich verschieden. Entweder findet nach jeder Zelltheilung auch eine besondere Gallertbildung statt dann erhalten wir zierlich dichotom verzweigte Stämmchen mit je einer Zelle am Ende jedes Stiels *(Gomphonema, Cocconema)*, oder aber es entstehen erst nach

[1]) Lüders, Botan. Zeitung 1862, pag. 41.

einer ganzen Reihe von Zelltheilungen neue Gallertmassen am Grunde der Zellen. Dann bekommen wir die breiten, weniger regelmässig verzweigten und je einen ganzen Zellfächer tragenden Gallertäste von *Licmophora* u. s. w.

Bei den Gallertfäden mit eingeschlossenen Zellen bildenden Bacillariaceen soll nach BERTHOLD[1]) die Verzweigung ziemlich unabhängig vom Theilungsvorgang durch Spaltung der Gallertstränge erfolgen, doch bedarf diese Frage noch eingehenderer Untersuchung.

5. Die Bildung der Auxosporen.

Aus der gegebenen Darstellung der Zelltheilung der Bacillariaceen geht hervor, dass die beiden entstehenden Tochterzellen nicht ganz gleiche Grösse haben. Die eine Tochterzelle erbt von der Mutterzelle die grössere, mit ihrem Gürtelband umfassende Zellhauthälfte, die andere Tochterzelle übernimmt dagegen die kleinere, früher umschlossene Hälfte der Membran der Mutterzelle. Da nun die neu gebildeten Schalen u. s. w. im Innern der ererbten Gürtelbänder entstehen, so müssen sie etwas kürzer und schmäler sein und bestimmt überhaupt allein die Länge der von der Mutterzelle überkommenen Schale die Länge der Tochterzelle. Daraus folgt weiter, dass bei jeder Theilung die grössere der beiden entstehenden Tochterzellen genau eben so lang ist, als die Mutterzelle war, während die andere etwa um die doppelte Dicke des Gürtelbandes kürzer ist. Denken wir uns nun, dass beide Tochterzellen sich von Neuem theilen, so erhalten wir vier Enkelzellen, von welchen nur eine, die Erbin der grösseren Schale ihrer Grossmutter mit dieser gleiche Länge hat, während die drei anderen kleiner sind. Die Schwesterzelle der eben erwähnten grössten ist, wenn wir die Gürtelbanddicke γ nennen, um 2γ kürzer: ihr gleich ist diejenige Enkelzelle, welche die kürzere Schale ihrer Grossmutter erbte. Am kleinsten ist endlich die vierte Zelle, deren längere umschliessende Schale innerhalb der kleineren Schale der Grossmutterzelle entstand. Bezeichnen wir die ursprüngliche Zelle mit a, die um 2γ kürzere Tochterzelle mit a_1, die um 4γ kürzere Enkelzelle mit a_2 u. s. w. so erhalten wir folgende Uebersicht:

$$a$$
$$a \qquad\qquad\qquad a_1$$
$$a \quad a_1 \qquad a_1 \quad a_2$$
$$a \;\; a_1 \;\; a_1 \;\; a_2 \;\; a_1 \;\; a_2 \;\; a_2 \;\; a_3$$
$$a\,a_1 \;\; a_1\,a_2 \;\; a_1\,a_2 \;\; a_2\,a_3 \;\; a_1\,a_2 \;\; a_2\,a_3 \;\; a_2\,a_3 \;\; a_3\,a_4$$

u. s. w.

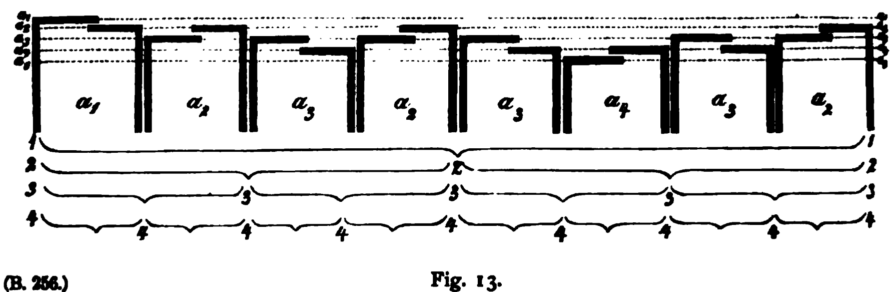
Zählen wir nach viermaliger Theilung die Zellen zusammen, so finden wir

1 von ursprünglicher Länge
4 um die 2fache Gürtelbanddicke kürzere
6 „ „ 4 „ „ „ „
4 „ „ 6 „ „ „ „
1 „ „ 8 „ „ „ „

und lässt sich dem entsprechend nach dem Binomialtheorem leicht die Anzahl der verschieden langen Zellen nach n Theilungen berechnen. Wenn sämmtliche Zellen dauernd zu einer Reihe verbunden bleiben, so muss deren ungleiche Länge zu dem umstehend dargestellten Schema führen, in welchem nur die ganz links liegende Zelle a_1 die ursprüngliche Länge hat, während alle anderen kürzer sind, a_4 schon erheblich hinter a_1 zurücksteht.

[1]) Ueber die Verzweigung einiger Süsswasseralgen. N. Act. Acad. Leop. Car. Vol. 40.

Es ist dabei stillschweigend vorausgesetzt, dass ein Längenwachsthum der Schalen nicht stattfindet. Machen wir diese gleich genauer zu erörternde Annahme, so ergiebt sich, dass, je öfter die Theilungen sich wiederholen, um so kleiner die durchschnittliche Länge der Zellen wird. Unter tausend Nachkommen einer Bacillariacee ist nur ein einziges Exemplar ebenso lang wie das ursprüngliche, eines um die zwanzigfache Gürtelbanddicke kürzer, die meisten Zellen haben mittlere, zwischen diesen beiden Extremen liegende Dimensionen. Wenn die Theilungen in grosser Zahl einander folgen, so muss — immer unter der



(B. 256.) Fig. 13.
Schema der Zelltheilungsfolge.

oben gemachten Voraussetzung — schliesslich ein zwerghaftes Geschlecht entstehen und das um so eher, als Zufälligkeiten das Fortleben der einzigen der Urahne an Grösse gleichen Zelle und der wenigen nicht viel kleineren leicht gefährden können.

Es ist nun gerade der charakteristische Zug der Sporenbildung bei den Bacillariaceen, dass dabei aus kleinen Exemplaren erheblich grössere entstehen und es liegt die Annahme sehr nahe, dass wir hier einen Vorgang haben, welcher die durch die Theilungen bewirkte Verringerung der Dimensionen der Zellen wieder ausgleicht. Während die Sporenbildung selbst bei den verschiedenen Gattungen in sehr verschiedener Weise geschieht, ist doch allen gemeinsam der erhebliche Grössenunterschied zwischen den die Sporen erzeugenden letzten Zellen der alten Generation und den in der Spore entstehenden Erstlingen einer neuen Entwicklungsreihe. Es werden dabei durchweg die kieselhaltigen Membranen der alten Zellen abgestreift, und der freigewordene plasmatische Inhalt wächst mächtig heran. Man erhält den Eindruck, als sei eben die starre verkieselte Membran ein Wachsthumshinderniss, das von Zeit zu Zeit abgeworfen wird, um mit einem Schlage das Gesammtwachsthum auszuführen, welches sich bei den weichhäutigen Algen auf alle Zellen langer Generationen vertheilt. Weil gerade das Wachsen, das αὐξάνειν ein sehr wesentlicher Zug bei der Fortpflanzung der Bacillariaceen ist, nennen wir ihre Sporen Auxosporen.

Ehe wir deren Entstehung genauer schildern, wird es zur Begründung der eben entwickelten Auffassung wichtig sein die Gründe zu nennen, welche gegen ein Längenwachsthum der Bacillariaceenschalen sprechen. In erster Linie ist hier zu erwähnen, dass die Zahl der Riefen, welche auf eine bestimmte Längeneinheit gehen, bei grossen und kleinen Exemplaren nur sehr geringen Schwankungen unterliegt. Wenn z. B. eine kleine *Pinnularia viridis* von $\frac{1}{200}'''$ Länge, die auf $\frac{1}{100}'''$ 18,33 Riefen hat zur doppelten oder dreifachen Länge heranwachsen könnte, so müsste sie nach Vollendung dieses Wachsthums nur 9,16 beziehungs-

[1] SCHUMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Diatomaceen. Verhandl. d. zool. botan. Gesellsch. in Wien, 1869, pag. 695.

weise 6,11 Riefen auf der gleichen Einheit zeigen — die Messung ergiebt aber 14,00 resp. 13,45. Man hat wohl eingewandt, es könnten neue Riefen zwischen den schon vorhandenen eingeschoben und so die dichtere Stellung wieder erreicht werden — aber eine solche Einschiebung müsste sich beobachten lassen und doch hat noch Niemand sie gesehen. Es ist ferner überhaupt kaum denkbar, wie in der dickeren, zwei Riefen von *Pinnularia* trennenden Leiste eine Riefe d. h. eine von aussen eindringende Vertiefung nachträglich gebildet werden sollte. Ein irgend erhebliches Längenwachsthum findet somit gewiss nicht statt — höchstens könnte man annehmen, dass nach jeder Theilung der eingetretene Längenverlust durch eine kleine Streckung wieder eingeholt würde. Dagegen spricht aber einmal, dass lange Bänder von *Himantidium*, *Fragilaria* u. s. w. wirklich und thatsächlich die nach dem Schema Fig. 13 bei unserer Annahme nothwendige schwach wellige Begrenzung ihrer Ränder zeigen, und zweitens namentlich der Umstand, dass nach allen Beobachtern, welche die Auxosporenbildung der Bacillarieen verfolgt haben, immer ganz kleine, dem Längenminimum der Art nahe stehende Zellen diesen Vorgang zeigen, während er bei grösseren Exemplaren nicht beobachtet wird.[1]) Diese Thatsache wäre ganz unerklärlich, wenn wir nicht, wie oben geschehen, annehmen wollen, dass gerade die Sporenbildung den durch die fortgesetzte Theilung in ihrer Länge herabgekommenen Zellen einen neuen Aufschwung zum Längenmaximum der Art gestattet.

Hinsichtlich der Entstehungsweise der Auxosporen können wir drei Typen unterscheiden. Entweder findet eine Verschmelzung der vorher getrennten Plasmakörper zweier Zellen statt, oder es vollziehen, ohne dass ein derartiges Verschmelzen zu beobachten wäre, wenigstens zwei Zellen in gemeinsamer Gallerthülle die Sporenbildung, oder endlich es bilden sich die Sporen aus nur einer vegetativen Zelle ohne jeden sichtlichen Befruchtungsvorgang.

Die einfachste zum ersten Typus gehörige Form der Sporenbildung zeigen die Gattungen *Suriraya*,[2]) *Cymatopleura* und *Himantidium*. Der Vorgang beginnt damit, dass sich zwei Zellen durch Gallertausscheidung mit einander verbinden: wo dieselben nach der Querebene nicht symmetrisch sind, hängen sie stets mit den spitzen Enden zusammen. Durch starke Wasseraufnahme werden dann die Gürtelbänder aus einander geschoben — die Zellen beginnen an den benachbarten Enden zu klaffen, während die Gallerte mehr und mehr das ganze Paar umhüllt. Etwa 6 Stunden nach Beginn der Erscheinung haben sich die plasmatischen Leiber beider Zellen ganz von ihren Membranen zurückgezogen und liegen als nackte, ellipsoidische Massen zwischen den leeren Membranen. Die beiden Plasmakörper nähern sich dann einander und fliessen rasch zu einem einzigen zusammen, womit die Befruchtung ähnlich wie bei *Cosmarium*, *Spirogyra* u. s. w. vollzogen ist. Die vereinigte Masse wächst dann stark in die Länge, wobei sie die ihren Enden ansitzenden leeren Schalenpaare von einander entfernt und scheidet endlich auf ihrer ganzen Aussenfläche eine glatte durchsichtige, ebenfalls kieselhaltige Membran ab; dieselbe ist im ganzen Entwickelungsgang der Bacillariaceen die einzige, welche nicht zweischalig, sondern wie bei den übrigen Pflanzen continuirlich ist. Die Endochromplattenpaare der beiden Mutterzellen liegen anfangs getrennt im oberen und unteren Theil der Auxospore — später verschmelzen die einander zugewandten Ränder der Platten, so dass die

[1]) Pfitzer, Untersuchungen, pag. 155.

[2]) Focke, a. a. O., pag. 39 ff. Pfitzer, Untersuchungen, pag. 117. Smith, Synopsis II. D. Fig. 220.

Auxospore schliesslich ebenso viele besitzt wie die normalen Zellen. Das Verhalten der Kerne ist noch genauer zu erforschen.

Die Auxospore ist kein Ruhezustand — sofort nach ihrer völligen Ausbildung zieht sich das Protoplasma von der Membran zurück und scheidet zunächst eine Schale mit zugehörigem Gürtelband, dann innerhalb des letzteren eine zweite Schale mit Gürtelband ab. Innerhalb dieser neuen, nun zweischaligen Membran, deren Hälften sich von ihrer Entstehung an umfassen, liegt das gesammte Protoplasma; zwischen der neuen Zellhaut und der glatten Membran der Auxospore bleibt nur farblose Flüssigkeit übrig, so dass erstere als lebende Zelle jetzt nicht mehr existirt. Indem dann die Erstlingszelle wachsend ihre Schalen von einander entfernt und so ihre Breite vergrössert, sprengt sie schliesslich die spröde Auxosporenhaut und tritt als erstes Glied einer neuen Reihe von vegetativen theilungsfähigen Zellen frei ins Wasser aus, nachdem auch die anfangs gebildete Gallerte sich wieder aufgelöst hat.

Bemerkenswerth ist auch, dass bei allen Bacillariaceen die im Innern der Auxosporenhaut frei liegend gebildeten Schalen der Erstlingszellen gewöhnlich etwas minder regelmässig gebildet sind als diejenigen, welche bei gewöhnlicher Zweitheilung entstehen. Bei den beiden Tochterzellen jeder Erstlingszelle pflegen daher die beiden Schalen nicht ganz gleich zu sein — die grössere, umschliessende, entstand eben freier im Hohlraum der Auxospore. Da jedoch bei weiter fortschreitender Theilung, wie oben ausgeführt wurde, immer nur eine einzige Zelle diese älteste Schale der neuen Generation erbt, so entschwinden diese Unregelmässigkeiten rasch der Beobachtung.

Auffallender Weise kreuzt bei *Suriraya* und *Cymatopleura* in der Regel die Theilungsebene der Erstlingszelle die Ebene, in welcher die Mittellinien der Schalen der Mutterzellen lagen — sehen wir die leeren Schalen rechts und links an den Enden der Gallertmasse liegen, so kehrt uns der Erstling seine Schalen zu.

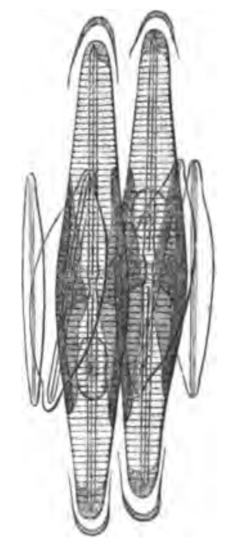
Eine weitere Complication erfährt der erste, auf Copulation zweier Zellen beruhende Sporenbildungstypus bei *Epithemia* und *Amphora* dadurch, dass die von Gallerte umhüllten beiden Mutterzellen sich vor der Vereinigung noch einmal und zwar in einer ganz neuen Richtung, nämlich parallel dem Querdurchmesser der Schalen theilen. So entstehen vier Tochterzellen, die nackt zwischen den klaffenden vier Membranhälften liegen und sich dann paarweise so zu zwei Auxosporen vereinigen, dass immer zwei Hälften verschiedener Mutterzellen copuliren. Die Richtung des stärksten Wachsthums der Auxospore ist hier nicht, wie bei den bisher besprochenen Formen, dem längsten Durchmesser der Mutterzellschalen parallel, sondern kreuzt denselben rechtwinkelig. Die somit quer zwischen den vier entleerten Membranhälften liegenden Auxosporen bilden dann die Erstlingszellen ganz wie im vorigen Fall.

Zu der zweiten durch den Mangel einer eigentlichen Verschmelzung der frei gewordenen nackten Mutterzellen charakterisirten Gruppe gehören, wie es scheint, die sämmtlichen Naviculeen, Cymbelleen und Gomphonemeen, ferner nach SCHMITZ[1]) auch *Achnanthes exilis*. Bei *Frustulia saxonica* RBH. (*Navicula crassinervia* BRÉB.)[2]) findet man die Zellen paarweise durch Gallerte zusammengehalten so gelagert, dass ihre Schalen annähernd parallel sind. Die Zellen klaffen dann

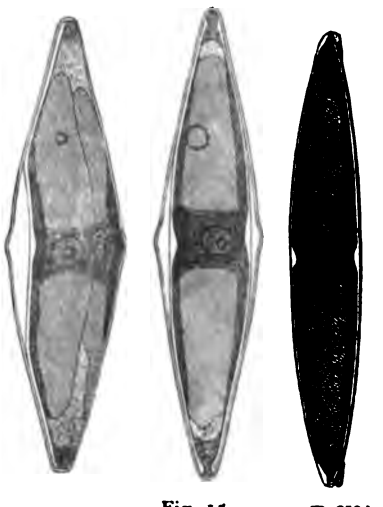
[1]) SCHMITZ, Ueber die Auxosporenbildung der Bacillariaceen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch zu Halle. Juni 1877.

[2]) PFITZER, Untersuchungen, pag. 69.

an den Seiten, die sie einander zuwenden, durch Auseinanderschieben der Gürtelbänder auf, während in jeder der gesammte Inhalt sich zu einem Ellipsoid zusammenzieht. Die beiden ellipsoidischen Plasmamassen treten dann in Berührung, ohne jedoch jemals vollständig zu verschmelzen, da schon vorher um jede eine zarte Membran entstanden ist. Sie wachsen darauf stark in die Länge und werden cylindrisch mit stumpf abgerundeten Enden: nur diese Letzteren erscheinen derbwandig und glatt, im Uebrigen zeigt die dünne Auxosporenhaut grobe ringförmige Querstreifen bei gallertiger Aufquellung ihrer äusseren Schichten. Schliesslich wird (Fig. 14) an jedem Ende der Auxosporen eine derbe Kappe abgestossen, während nur eine zarte innere Lamelle der Membran zu neuen spitzeren Enden auswächst. In jeder Auxospore entsteht dann eine die daneben liegenden leeren Zellhauthälften der Mutterzellen um mehr als das Doppelte an Länge übertreffende Erstlingszelle einer neuen Generation. Genauer ist deren weitere Entwickelung in Fig. 15 bei *Navicula cuspidata* KTZ. dargestellt. Die Auxosporen sind hier doppeltkegelförmig mit einem schwachen erhabenen Ringwulst in der Mitte. In der linken Abbildung der Fig. 15 ist erst eine von den beiden Schalen der Erstlingszelle, nämlich die linke gebildet: rechts erstreckt sich die mittlere dichte Plasmamasse sowie die Endochromplatten noch bis zu der dünnen Auxosporenmembran. Bei der mittleren Abbildung hat die Erstlingszelle schon ihre beiden in der Mitte freien, an den Enden noch der Auxosporenhaut anliegenden und in Folge dessen winkelig gebogenen Schalen. Rechts ist endlich eine Zelle dargestellt, wie sie bei der ersten Theilung einer Erstlingszelle entsteht — die linke Schale zeigt noch die für die letztere charakteristische, winkelige Biegung, die rechte, deutlich kürzere, hat bereits die normale Gestalt der Schalen von *Navicula cuspidata* angenommen.


Fig. 14. (B. 257.) *Frustulia saxonica* RABH. Auxosporenbildung.

Bei *Pinnularia* stehen die Auxosporen bisweilen *(P. hemiptera)* nicht neben, sondern über einander; sonst scheinen aber nur wenige Variationen vorzukommen. SCHMITZ,[1]) der die Auxosporenbildung von *Cocconema Cistula* genau verfolgte, betont besonders, dass sich hier die beiden durch eine Gallertmasse zur Auxosporenbildung verbundenen Zellen niemals berühren und dass auch die Entwickelung der einen Zelle zur Auxospore nicht dadurch beeinträchtigt wird, dass die andere in irgend einem Zustand, selbst bevor sie irgend begonnen hatte die Schalen abzuwerfen, abstirbt. Derselbe beobachtete ferner auch Fälle, wo von vorn herein ein oder drei Zellen in einer Gallertmasse die Auxosporenbildung begannen.


Fig. 15. (B. 258.) *Navicula cuspidata* KTZ., Auxosporen und Erstlingszellen.

[1]) Botan. Zeitung, 1872. pag. 217.

Nach alledem ist es sehr zweifelhaft, ob man hier von einer Befruchtung sprechen kann. Dieselbe könnte einmal, da die Zellen sich nicht berühren, bei *Cocconema* jedenfalls nur durch Diffusion erfolgen und ausserdem müsste, da beide Zellen sich weiter entwickeln, jede von ihnen zugleich befruchten und befruchtet werden. Es ist aber schwer vorstellbar, dass ein- und derselbe plasmatische Zellleib gleichzeitig männlich und weiblich sein sollte.

Jede Andeutung eines Befruchtungsvorganges fehlt denn bei dem dritten Typus, den wir bei den Melosireen, Coscinodisceen, Biddulphieen, und bei *Cocconeis* finden. Als Beispiel sei *Melosira varians*[1]) (Fig. 16) gewählt. Die



(B. 259.) Fig. 16.

Melosira varians AG. Auxosporenbildung.

Schalen sind hier glockenförmig und bilden ihre Gürtelbänder erst sehr spät, kurz vor der Zelltheilung. Bei den sich zur Auxosporenbildung anschickenden Zellen unterbleibt deren Bildung an der jüngeren, aus dem einschliessenden Gürtelband allmählich herausrückenden Schale, ganz. Das Plasma scheidet dann ringsum eine zarte neue Membran aus und die so verjüngte Zelle wächst, das einzige Gürtelband absprengend, stark in die Dicke (a), während sie sich gleichzeitig gegen die jüngere Schale hin abrundet und so aus dieser heraustritt. Schliesslich (b) hat die Auxospore die Gestalt einer gestielten Kugel mit glatter einheitlicher Membran; einerseits, nach der älteren Schale ihrer Mutterzelle hin, erstreckt sie sich ganz in diese hinein, andererseits ist sie mit schwacher Zuspitzung abgerundet. Die erste Schale der Erstlingszelle entsteht in dieser abgerundeten Hälfte, welche auch stets den Zellkern enthält, und ist bei b allein vorhanden — bei c ist dann auch die zweite Schale gebildet, welche immer noch mit einem kurzen Ansatz versehen ist, welcher jedoch der dünnen Auxosporenhaut nicht überall anliegt. Indem die Erstlingszellen sich dann nach Sprengung der Sporenhaut theilen, entstehen Zellfäden, welche zwei- bis dreimal so dick sind als diejenigen, von denen wir ausgingen.

Bei *Melosira* fällt die Theilungsrichtung des letzten Fadens der alten Generation mit derjenigen des ersten Fadens der neuen Entwicklungsweise zusammen. Bei *Orthosira, Cyclotella* und wohl überhaupt den Coscinodisceen kreuzen sich dagegen beide Richtungen rechtwinklig und liegt ausserdem die Auxospore freier in einer Gallertmasse zwischen den weit von einander getrennten Schalen der Mutterzelle.

Genauer zu untersuchen bleiben noch die marinen *Achnanthes*-Arten und *Rhabdonema*. Hier sollen aus einer Mutterzelle zwei Auxosporen entstehen.[2]

Es ist eine besonders merkwürdige Thatsache, dass nach dem eben Mitgetheilten bei den sonst so homogenen, eine so natürliche Gruppe bildenden Bacillariaceen die ebenfalls in allen wesentlichen Punkten übereinstimmenden Auxo-

---

[1]) PFITZER, Untersuchungen, pag. 181, SCHMITZ, Auxosporenbildung. a. a. O.

[2]) SMITH, Synopsis. II. Taf. D. E. LÜDERS, a. a. O.

sporen theils durch eine Copulation, also durch einen unzweifelhaften Befruchtungsvorgang, theils (*Navicula* u. s. w.) wenigstens aus zwei verbundenen Zellen, theils endlich ganz ungeschlechtlich, ohne jede Andeutung eines Befruchtungsprocesses entstehen. Es zeigt dies, wie misslich jede Eintheilung der Thallophyten nach rein sexuellen Gesichtspunkten ist.

Da die Auxosporenbildung keinen Ruhezustand einleitet, so kann man dieselbe zu allen Jahreszeiten beobachten — selbst mitten im Winter kommt sie vor.

Andere Fortpflanzungserscheinungen sind bei den Bacillariaceen nicht bekannt — was von Schwärmsporen derselben angegeben worden ist, beruht auf einer Verwechslung mit den Zoosporen von Parasiten, welche die Bacillarien bewohnen. Auch alle Angaben über Bildung ruhender kleiner Keime haben vor einer strengeren Kritik nicht bestehen können und ist auch der Entwicklungsgang der Bacillariaceen, wie er vorstehend dargestellt wurde, so in sich abgeschlossen, dass nirgends eine Lücke die spätere Auffindung anderer Vermehrungsformen erwarten lässt.

IV. Systematik. Geographische Verbreitung.

Die Gesammtzahl der bekannten Bacillariaceenarten ist schwer anzugeben; weil leider hinsichtlich des Artbegriffs noch nicht die nöthige Sicherheit erzielt ist. Die Unsitte nach einzelnen gefundenen Schalen neue Species aufzustellen, deren Variationsgebiet und Grenzen ganz unbekannt sind, hat hier grosse Verwirrung gestiftet, um so mehr, als in Folge der sehr zerstreuten Literatur oft dieselbe Form mehrmals unter verschiedenen Namen als neu beschrieben wurde. Es empfiehlt sich durchaus eine neue Art nur dann einzuführen, wenn davon zahlreiche Exemplare vorliegen, die wenigstens einigermaassen die Grenzen der Variation erreichen können. Es lässt sich übrigens auch allgemeiner angeben, welche Merkmale ziemlich constant, welche dagegen variabel sind. Höchst beständig ist zunächst die feinere Structur der Schalen — die Form des Mittelknotens, der Mittelspalten, sowie der sie begleitenden Linien und ebenso die Streifung. Schon von SMITH wurde der seitdem von SCHUMANN, CASTRACANE u. A. bestätigte Satz aufgestellt, dass die Gesammtzahl der Riefen für die einzelne Schale nach deren Grösse ausserordentlich wechselt, dass dagegen die Riefenzahl bezogen auf eine constante Längeneinheit, etwa einen Mikromillimeter, überaus constant ist. Man kann dabei jedoch als Regel annehmen, dass kleinere Exemplare ein wenig feiner gestreift sind als grössere — nach SCHUMANN zeigen ferner die aus höheren Gebirgslagen stammenden Zellen feinere Riefung als die in der Ebene lebenden Exemplare derselben Art. Sehr constant ist auch die Farbe der trockenen Schale, weit variabler dagegen schon die absolute Grösse der Zellen. Bei *Cymatopleura Solea* W. SM., *Epithemia gibba* KTZ. sind die grössten Exemplare wohl 9 mal so lang als die kleinsten; immerhin kommen jedoch so grosse Variationen selten vor. Unter 470 Arten fand SCHUMANN nur 10, bei denen die Variation von a zu 5a, 29, bei denen sie von a : 3—4a, 70, bei denen sie von a : 2—3a geht. Es würden danach 77 % der in Betracht gezogenen Arten nur Schwankungen der Länge von 1 : 2 zeigen, doch ist vielleicht die Artbegrenzung bei SCHUMANN etwas eng gezogen. Auch das Verhältniss von Länge und Breite ist ziemlich wechselnd — die längsten Exemplare von *Cymatopleura Solea* sind z. B. nicht viel breiter als die kleinsten.

Sehr variabel ist der Umriss der Schalen und namentlich die Verkennung dieses Umstandes hat zu einer fehlerhaften Zerspaltung der Arten geführt. Es ist z. B. ganz sicher, dass dieselbe Art mit lang elliptischem Umriss, mit einer oder mehreren Einschnürungen, mit zwei vorgezogenen Köpfen, mit keilförmigen oder rundlichen Enden u. s. w. vorkommt. Es ist ja auch leicht denkbar, dass alle diese Formen innerhalb des Gürtelbandes einer Zelle mit zwei langelliptischen Schalen entstehen können und ebenso kann eine Bacillariacee mit einer oder zwei Anschwellungen etwas schmälere Tochterzellen ohne solche produciren.

Um zu einer bleibenden Artbegrenzung zu gelangen wird es nöthig sein einmal in Proben, welche einzelne Arten reichlich enthalten, deren Variationsgrenzen möglichst genau zu bestimmen und zweitens die Auxosporenbildung ausgiebig zu verfolgen, bei welcher Zellen aus der unteren Grössenregion der Art Erstlinge von maximaler Grösse und häufig stark abweichender Form liefern, sodass in den Mutter- und Erstlingszellen gewissermaassen die Artgrenzen neben einander vorliegen.

Wenn man die unnöthig getrennten Formen zusammenzieht, möchten die Süsswasserbacillariaceen kaum über 400 Arten zählen, während es jedenfalls eine viel grössere Menge Meeresformen giebt, sodass die Gesammtzahl der Arten wohl 2000 betragen mag.

Für die Begrenzung der Gattungen kommen in Betracht namentlich die allgemeinen Form- und Symmetrieverhältnisse der Schalen und Gürtelbänder, sowie kleinere Variationen im Bau des weichen Zellleibes und Verschiedenheiten in der Zelltheilung, namentlich in der Theilungsweise der Endochromplatten. Eine hierbei kritische Frage ist die, ob frei lebende, gestielte, fadenbildende und in Gallertröhren eingeschlossene Zellen einer Gattung angehören können, oder ob z. B. *Cymbella*, *Cocconema*, *Encyonema* wohlcharakterisirte Genera darstellen. Für beide Alternativen lässt sich Manches anführen — entscheidend möchte einmal der Umstand sein, dass die schon an sich sehr grossen frei lebenden Gattungen *Navicula*, *Cymbella* u. s. w. durch das Hinzutreten der wegen ihrer Gallertbildungen abgetrennten Genera noch mehr anschwellen würden und dass somit die Uebersichtlichkeit durch Beibehaltungen von Gattungen, wie *Schizonema* u. s. w. gefördert wird. Ferner bleibt das Vorkommen in Gallertröhren u. s. w. doch immer der normale Zustand und werden die Zellen nur zeitweilig frei.

Was dann die Anordnung der Gattungen zu grösseren Abtheilungen betrifft, so stehen sich zwei Richtungen gegenüber, deren eine lediglich nach dem Bau der Schalen gruppirt, während die andere in erster Linie den weichen Zellleib berücksichtigt. Dass das ältere erstere Verfahren unnatürlich ist, zeigt sich z. B. darin, dass viele Formen nach den Schalen allein betrachtet zu den Naviculeen gerechnet werden müssen, die nach ihrem inneren Bau unzweifelhafte Cymbelleen sind, und zweitens auch in der Unmöglichkeit, ohne Zuhülfenahme der Weichtheile zu scharfer Abgrenzung der genannten beiden Gruppen zu gelangen — gerade hier gehen deutlich nach der Mittellinie symmetrische und asymmetrische Formen, wenn wir nur die Schalen betrachten, ganz unmerklich in einander über, während nach dem Bau des weichen Zellleibes ganz scharfe Grenzen sich ziehen lassen. Mit der Zeit dürften daher die von dem Verf. dieser Zeilen eingeführten, sonst namentlich von P. PETIT angenommenen und erweiterten Anordnungsprincipien sich allgemeine Geltung verschaffen. Die Eintheilung beruht danach wesentlich einmal auf dem Vorkommen von vielen Endochromkörnern oder wenigen Endochromplatten, dann weiter noch auf der Zahl und Lage der letzteren,

ihrer Theilungsweise und auf der Auxosporenbildung. Wir erhalten so folgende Abtheilungen:

I. *Bacillariaceae coccochromaticae.* Mit zahlreichen Endochromkörnern.

A. Schalen centrisch gebaut: eine Mutterzelle bildet ungeschlechtlich eine Auxospore.

a) Schalen kreisrund.

1. Zellen zu Fächern verbunden, ohne mittleren Plasmastrang: *Melosireae.*

2. Zellen meistens frei, mit mittlerem Plasmastrang.

α. Ohne besondere, wahrscheinlich durchbohrte Fortsätze: *Coscinodisceae.*

β. Mit solchen Fortsätzen: *Eupodisceae.*

b) Schalen polygonal oder im Umriss bilateral, jedoch mit centrischem Bau: *Biddulphieae* (einschliesslich *Anguliferae*).

B. Schalen nach Umriss und Structur bilateral gebaut. Eine oder zwei Mutterzellen bilden zwei Auxosporen, soweit bekannt ungeschlechtlich.

a) Schalen nach ihrer Längs- und Querebene symmetrisch.

1. Ohne Innenschalen: *Fragilarieae.*

2. Mit „ *Tabellarieae.*

b) Schalen nur nach ihrer Längsebene symmetrisch.

1. Ohne Innenschalen: *Meridieae.*

2. Mit „ *Licmophoreae.*

II. *Bacillariaceae placochromaticae.* Mit einer oder zwei grossen Endochromplatten.

A. Eine der convexen Schale anliegende Endochromplatte. Eine Mutterzelle bildet ungeschlechtlich eine Auxospore: *Cocconeideae.*

B. Eine einzige schräg durch den Zellraum ausgespannte oder dem einen Gürtelband anliegende Endochromplatte.

a) Ohne Knoten, aber mit Kielpunkten: *Nitzschieae.*

b) Mit Knoten. Schalen wenigstens nach einer Richtung nicht symmetrisch.

1. Zwei Mutterzellen bilden durch Copulation zwei zu ihnen rechtwinkelig liegende Auxosporen. Schalen nach der Längsebene nicht symmetrisch: *Amphoreae.*

2. Zwei Mutterzellen bilden ohne Copulation zwei ihnen parallele Auxosporen.

α. Schalen nach der Längsebene nicht symmetrisch: *Cymbelleae.*

β. Schalen nach der Querebene nicht symmetrisch: *Gomphonemeae.*

c) Mit Knoten. Die gekielten oder geflügelten Schalen sind einfach oder Sförmig symmetrisch: *Amphitropideae.*

C. Zwei den beiden Schalen anliegende Endochromplatten. Zwei Mutterzellen bilden durch Copulation zwei Auxosporen.

a) Endochromplatten sich quer theilend: Schalen ohne ersichtliche Längsspalten.

1. Schalen durchgehend gestreift, nach der Längsebene nicht symmetrisch: *Eunotieae.*

2. Schalen mit plattem Mittelstreifen, in der Regel ganz symmetrisch: *Synedreae.*

b) Endochromplatten sich ihrer Fläche parallel theilend, Schalen mit zwei dem Rande genäherten, auf Flügeln liegenden Längsspalten: *Surirayeae.*

D. Zwei den beiden Gürtelbändern anliegende Endochromplatten. Zwei Mutterzellen bilden ohne Copulation zwei Auxosporen.

a) Mit je zwei Kielen auf jeder Schale, verlängertem Mittelknoten: *Amphipleureae.*

b) Mit je einem Kiel auf jeder Schale, normalem Knoten: *Plagiotropideae.*

c) Ohne Kiele. Beide Schalen gleich: *Naviculeae.*

d) Ohne Kiele. Beide Schalen verschieden, Theilungsebene gebrochen: *Achnantheae*.

Es bleibt endlich noch zu besprechen die Stellung der Bacillariaceen zu den übrigen niederen Pflanzen — dass sie keine Thiere sind, scheint mir eines besonderen Beweises nicht mehr zu bedürfen. Man hat im Allgemeinen die Bacillariaceen der Ordnung der Conjugaten beigezählt, indem man sich darauf stützte, dass auch bei ihnen Sporenbildung durch Copulation vorkommt. Da jedoch, wie wir gesehen haben, die meisten Gattungen ihre Sporen ohne Verschmelzung zweier Zellen bilden und es überhaupt zu den unnatürlichsten Gruppirungen führt, wenn man allein nach dem Fortpflanzungsprocess ein System zu entwerfen versucht, so ist die Verwandtschaft der Bacillariaceen mit den sonstigen Conjugaten, den Desmidiaceen, Zygnemaceen u. s. w. doch nur eine sehr lockere. Es scheint vielmehr, wie dies auch Bd. II. pag. 170 geschehen ist, weit natürlicher, die Bacillariaceen als eine ganz besondere Ordnung aufzufassen, die ich schon 187: als »Auxosporeen« bezeichnete, und welche ihre nächsten Verwandten allerdings wohl einerseits bei den Conjugatae, andererseits bei den Schizophyceae (Phycochromaceae) hat.

Die charakteristischen Merkmale, welche die Auxosporeen als eigene Ordnung kennzeichnen, sind die folgenden: 1. die Zweischaligkeit der Zellmembran. 2. deren Unfähigkeit zu continuirlichem Längenwachsthum, 3. das Vorkommen von Oeffnungen in der Membran, ohne das diese Oeffnungen Wimpern den Austritt gestatten, 4. die Bildung von Auxosporen mit einheitlicher Membran, in welchen die grossen Erstlingszellen einer neuen sich bei der Zelltheilung allmählich verkleinernden Generation entstehen, 5. das Vorkommen eines das Chlorophyll begleitenden charakteristischen Farbstoffs. Die den Auxosporeen und den Conjugaten gemeinsamen Züge sind die Sporenbildung durch Copulation, das Vorkommen grosser, bestimmt geformter Endochromplatten und die Zusammensetzung der Zellen aus zwei annähernd gleichen aber ungleich alten Hälften, welche namentlich bei den Desmidiaceen so deutlich hervortritt. Während aber bei der letzteren die Zellmembran bis auf eine innerste Lamelle bei jeder Theilung in zwei Hälften gesprengt wird, zwischen welche sich die neugebildeten einschieben (vergl. Bd. II. pag. 293) ist bei den Auxosporeen der Zweischaligkeit der Membran wegen eine derartige Sprengung nicht nöthig. Auch daran mag erinnert werden dass die in den Zygosporen der Desmidiaceen entstehenden Erstlinge einer neuen Generation ebenfalls etwas abweichende Membranbildung haben, so dass ganz wie bei den Bacillarieen erst bei der zweiten Theilung ganz normale Zellen entstehen (vergl. Bd. II. pag. 294).

Unter den *Schizophyceae* stehen den Auxosporeen noch am nächsten die Nostochineen (vergl. Bd. II. pag. 305). Einmal ist auch hier ausser dem Chlorophyll noch ein besonderer Farbstoff vorhanden, zweitens ist die Sporenbildung von der bei *Melosira*, *Cocconeis* u. s. w. beschriebenen nur dadurch verschieden, dass die alte Membran der sich zur Spore umwandelnden Zelle nicht abgestreift wird und dass die entstehenden Sporen eine Ruhezeit durchmachen. Auch die mancherlei Gallertbildungen kommen in beiden Gruppen in ähnlicher Weise vor.

Schliesslich kann wohl noch die Frage aufgeworfen werden, ob es bei den Bacillarieen auch bestimmte Florengebiete giebt, wie bei den höheren Pflanzen. Es ist dies jedenfalls nur in sehr beschränktem Maasse der Fall; sehr zahlreiche Arten scheinen über den ganzen Erdball verbreitet zu sein und zwar sind sie dies nicht bloss jetzt, sondern waren es schon vor sehr langen Zeit-

räumen — die im Bernstein und anderen tertiären Ablagerungen gefundenen Arten sind vielfach von den heute in denselben Gegenden vorkommenden nicht zu unterscheiden. Wenn aber auch z. B. oft Proben aus dem Innern Afrika's oder Amerika's fast nur gemeine europäische Formen enthalten, so giebt es doch immerhin auch hier Ausnahmen. So werden z. B. als rein arktische Arten bezeichnet *Thalassiosira Nordenskioldii*, *Achnanthes arctica*, *Amphora lanceolata*, *Synedra kamtschatica;* als specifisch tropisch wäre *Terpsinoe musica*, als alpin *Gomphonema geminatum* zu nennen. Umgekehrt ist z. B. der sonst so häufige *Actinoptychus undulatus* niemals im nördlichen Eismeer gefunden worden.

Auf die Frage, welche Werke für das Bestimmen der Bacillariaceen vorzugsweise zu empfehlen seien, ist schwer zu antworten, da es an einer allgemeinen systematischen Monographie fehlt. Dem Anfänger wird vielleicht immer noch SMITH's »Synopsis of the British Diatomaceae« die besten Dienste leisten — einige Gruppen sind von GRUNOW in ausgezeichneter Weise bearbeitet. (Schriften d. zool. ,botan. Gesellschaft in Wien. 1860. 1862.). SCHMIDT's Atlas der Diatomaceenkunde enthält zahlreiche schöne Abbildungen aber ohne genügenden Text und ohne dass der Verf. selbst die nöthige Klarheit über die Grenzen der von ihm abgebildeten Arten verbreitete. Im Uebrigen ist in Zeitschriften ein überaus reiches Material zerstreut, welches hier aufzuführen nicht wohl möglich ist.

Es ist dem Leser vielleicht aufgefallen, dass in vorstehender Abhandlung stets von Bacillariaceen und nicht von Diatomaceen gesprochen worden ist. Nach den Regeln der botanischen Nomenclatur ist eben der erstere Namen der berechtigte. Die Gattung *Bacillaria* wurde schon 1788 begründet und besteht noch heute, während es eine Bacillariaceen-Gattung *Diatoma* von Rechts wegen nicht giebt, da sie erst 1805 begründet wurde, trotzdem LOUREIRO schon 1790 denselben Namen an eine Myrtacee vergeben hatte. Auch die ganze Gruppe wurde zuerst von NITZSCH (1817) und BORY DE ST. VINCENT (1822) Bacillarien genannt, während erst 1824 der Name Diatomeen zum ersten Male auftaucht. Auch EHRENBERG, dessen Untersuchungen auf diesem Gebiet so besonders ausgedehnt sind, hat stets den ersteren Namen gebraucht, der nur in Frankreich und England weniger üblich war und allmählich auch in Deutschland trotz seiner Berechtigung minder oft gebraucht wurde. Ausserdem ist »Bacillarie« viel bezeichnender als »Diatomee«, da alle Algen, ja alle Pflanzenzellen zerschneidbar, d. h. theilungsfähig sind, während gerade die starre, stabähnliche Gestalt hier das Charakteristische ist.

System der Pflanzenphysiologie.

Von
Dr. W. Detmer,
Professor an der Universität Jena.

Zweiter Theil.

Physiologie des Wachsthums.

Erster Abschnitt.

Die allgemeinen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile und das Wesen des Wachsthumsprocesses.

Erstes Kapitel.

Einleitende Bemerkungen.

§ 1. Ernährung und Wachsthum. Es unterliegt keinem Zweifel, dass ein erfolgreiches Studium der Wachsthumsphänomene allein für denjenigen möglich, der mit den Lehren der Ernährungsphysiologie vertraut ist. Das Wachsthum der Zellenbestandtheile (Zellhaut, Stärkekörner, protoplasmatische Gebilde), und damit das Wachsthum des gesammten Pflanzenkörpers, kann allein dann zur Geltung kommen, wenn die für diesen Vorgang verwerthbaren, durch den Ernährungsprocess erzeugten Stoffe vorhanden sind, und wenn es zugleich nicht an den für das Zustandekommen des Wachsthums geeigneten Kraftquellen mangelt. Eine Pflanzenzelle, welche nicht assimilatorisch thätig ist, oder welcher überhaupt keine hinreichenden Quantitäten plastischer Stoffe zur Disposition stehen, kann keine normalen Wachsthumserscheinungen zeigen. Es sind eben in diesem Falle die Grundvoraussetzungen für das Zustandekommen des Wachsthumsprocesses nicht erfüllt.

Für eine sachgemässe Beurtheilung der Beziehungen zwischen den Vorgängen der Ernährung und des Wachsthums ist es aber wichtig, daran zu erinnern, dass jener erstere Process keineswegs immer in seinem ganzen Umfange in den wachsenden Zellen zu Stande kommt. In einem einzelligen Organismus ist allerdings die physiologische Arbeitstheilung, wie man einer solchen bei complicirt gebauten Gewächsen begegnet, noch nicht ausgebildet, und die gesammten Ernährungsvorgänge sowie das Wachsthum können in diesem Falle also zeitlich sowie räumlich ungetrennt, d. h. in einer und derselben Zelle, stattfinden. Ganz anders gestaltet sich aber das Verhältniss zwischen Ernährung und Wachsthum, wenn man namentlich solche sich unter normalen Umständen entwickelnde Pflanzentheile betrachtet, welche, wie viele Trichomgebilde, Wurzeln oder Blüthentheile, nicht im Stande sind assimilatorisch thätig zu sein, aber dennoch nur unter Beihülfe der Assimilationsprodukte zur Ausbildung gelangen. Einer der wichtigsten Ernährungsvorgänge, nämlich die Produktion organischer Substanz

aus rein anorganischem Material, ist in den chlorophyllfreien Zellen der erwähnten Organe nicht möglich, aber dieselben wachsen dennoch. Ebenso können die Wurzeln, Stengel sowie Blätter solcher Pflanzen, die sich im Dunkeln ausbilden, ein sehr energisches Wachsthum unterhalten, wenn denselben nur hinreichende Mengen plastischen Materials aus Reservestoffbehälter (Knollen, Zwiebeln, Cotyledonen etc.) zuströmen, und in diesen Fällen lässt sich auch der Nachweis leicht führen, dass eine Pflanze als Ganzes nicht von aussen her ernährt zu werden braucht, trotzdem ihre einzelnen Theile lebhaft wachsen. Nach alledem sind Ernährung und Wachsthum grundverschiedene Processe, und wenngleich das Wachsthum einer Zelle allein bei Gegenwart gewisser plastischer Stoffe in derselben möglich ist, so kann dieser Vorgang dennoch ohne gleichzeitige Ernährung der ganzen Pflanze von aussen erfolgen. Uebrigens reicht die Gegenwart grösserer Quantitäten plastischer Stoffe in einem Pflanzentheil ebenso wenig allein aus, wie dies die ausgewachsenen, aber noch assimilirenden Blätter deutlich erkennen lassen, um Veranlassung für das Zustandekommen von Wachsthumsprocessen zu geben.

§ 2. **Begriffsbestimmung.** Im gewöhnlichen Sprachgebrauch bezeichnet man als Wachsthum der Pflanzen und Thiere diejenigen Vorgänge, welche zu einer Gestaltveränderung und Massenzunahme der Organismen führen. Diese Definition genügt aber den wissenschaftlichen Anforderungen keineswegs, denn sie ist durchaus nicht erschöpfend und kann überdies leicht zur Entstehung der mannigfaltigsten Irrthümer Veranlassung geben. Der Begründer der heutigen Wachsthumphysiologie, JULIUS SACHS, der wie keiner vor ihm die Probleme der Physiologie des Wachsthums erkannt und bereits eine Reihe classischer Untersuchungen zur Lösung der sehr schwierigen einschlägigen Fragen ausgeführt hat, legt deshalb mit Recht ein grosses Gewicht auf eine genaue Begriffsbestimmung des Wortes »Wachsen«[1]).

Es ist allerdings sicher, dass die bestimmt umschriebenen Theile einer Pflanze oder gar diejenigen Partien einer Zelle, welche Wachsthumserscheinungen zeigen, eine Massenzunahme erfahren, aber damit ist noch keineswegs gesagt, dass der gesammte Organismus oder die ganze Zelle etwas Aehnliches zeigen muss. Werden z. B. Samen im Dunkeln zum Keimen ausgelegt, so vergrössert sich zwar das Volumen sowie das Gewicht des Embryo sehr bedeutend; die ganze Pflanze erfährt aber, trotzdem Wachsthumserscheinungen ganz unzweifelhaft an derselben hervortreten, keine Massenzunahme, sondern im Gegentheil eine Massenabnahme. Diese letztere kann unter Umständen so weit gehen, dass sich das Trockengewicht des gesammten Untersuchungsobjects schliesslich bis auf die Hälfte des ursprünglichen Gewichts vermindert, und die Massenzunahme der bestimmt umschriebenen wachsenden Pflanzentheile (Wurzeln, Stengel, Blätter) kommt in diesem Falle nur dadurch zu Stande, dass dieselben die in dem Endosperm, dem Perisperm oder den Cotyledonen vorhandenen Reservestoffe, nachdem diese zunächst eine theilweise Zersetzung erlitten haben, verbrauchen.

Ebenso genügt es keineswegs, die Gestaltveränderung eines Pflanzentheils als alleiniges Merkmal für das Stattfinden von Wachsthumsprocessen anzuführen, denn es treten häufig Gestaltveränderungen an durchaus nicht wachsenden Pflanzentheilen hervor. Derartiges macht sich z. B. geltend, wenn Stammgebilde oder Wurzeln durch bestimmte äussere Kräfte gedehnt, comprimirt

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. 1874. pag. 741.

oder gebogen werden, wenn Amylumkörner oder Samen in Contact mit Wasser Quellungsphänomene zeigen, und wenn Pflanzentheile, indem sie an ihre Umgebung durch Verdunstung Wasser abgeben, ihre normale Turgescenz mehr oder minder einbüssen. In allen diesen Fällen treten Gestalt- oder Volumenveränderungen der pflanzlichen Gebilde hervor, die ihre Entstehung aber durchaus keinen Wachsthumsprozessen verdanken.

Die Discussion über den wissenschaftlichen Begriff des Wortes »Wachsthum« liesse sich noch sehr weit fortführen; ich ziehe es hier aber vor, die Begriffsbestimmung sogleich zu geben und derselben nur noch wenige erläuternde Bemerkungen beizufügen.

Als Wachsthum der Pflanzentheile ist derjenige Process aufzufassen, welcher unter Mitwirkung organisatorischer Momente, die in den Zellen zur Geltung kommen, zu einer nicht wieder rückgängig zu machenden Gestalt- oder Volumenveränderung der Pflanzentheile führt.

Wenn die Zellen eines bestimmten Gewebes gewisse Formen annehmen, oder wenn sich jedes Individuum einer Pflanzenspecies stets nahezu in derselben Weise ausbildet, so haben wir es unzweifelhaft mit Erscheinungen zu thun, deren wesentlichste Ursachen auf die Thätigkeit organisatorischer, in den Pflanzen selbst wirkender Momente zurückgeführt werden müssen. Es soll dieser Momente im folgenden Paragraphen specieller gedacht werden, und ich möchte hier nur noch darauf hinweisen, dass die Gestalt- oder Volumenveränderungen der Pflanzentheile, welche unter Mitwirkung derselben zu Stande kommen, und die wir als Wachsthumserscheinungen auffassen, nicht ohne weiteres wieder rückgängig zu machen, sondern als bleibende zu bezeichnen sind. Jene bereits oben erwähnten Gestalt- oder Volumenveränderungen quellender Samen oder welkender Pflanzentheile etc. sind eben deshalb nicht als Wachsthumsphänomene aufzufassen, weil dieselben leicht wieder durch Wasserabgabe, resp. Wasseraufnahme seitens der Pflanzentheile rückgängig gemacht werden können. Wenn dagegen Wachsthumsprocesse stattgefunden haben, so sind die dadurch bedingten Gestalt- oder Volumenveränderungen der Pflanzentheile fixirt.

§ 3. Die Wachsthumsbedingungen. — a) Aeussere Wachsthumsbedingungen. Soll ein Pflanzentheil Wachsthumserscheinungen zeigen, so müssen demselben bestimmte Quantitäten plastischer Stoffe zur Disposition stehen, es darf nicht an Wasser sowie an freiem Sauerstoff mangeln[1]), und die Temperaturverhältnisse müssen geeignete sein. Ohne diese nothwendigen Wachsthumsbedingungen ist das Zustandekommen des Wachsthumsprocesses überhaupt unmöglich. Wenn die Temperatur z. B. unter einen bestimmten, für verschiedene Pflanzentheile allerdings nicht gleichen Grenzwerth sinkt, oder wenn sie zu sehr gesteigert wird, so hört jedes Wachsthum auf. Dasselbe kann allein bei Temperaturen innerhalb der Grenzwerthe zu Stande kommen und wird dann in seiner Geschwindigkeit ganz wesentlich von den herrschenden Temperaturverhältnissen beeinflusst.

Als eine andere Reihe äusserer Wachsthumsbedingungen sind die Nebenbedingungen des Wachsthums anzusehen. Hierher gehören das Licht, die Schwerkraft (Gravitation), sowie Druckverhältnisse etc., und für diese Nebenbe-

[1]) Hier muss übrigens bemerkt werden, dass einige Pflanzen, wie an anderer Stelle genauer gezeigt werden soll, bei völligem Sauerstoffmangel wachsen können.

dingungen ist es charakteristisch, dass dieselben zwar nicht absolut nothwendig vorhanden sein müssen, um das Wachsthum überhaupt zu ermöglichen, dass sie den Verlauf desselben aber dennoch in bestimmter Weise beeinflussen. Es wird später specieller davon die Rede sein, dass z. B. das Licht auf das Wachsthum der Zellen in wesentlicher Weise einwirkt, aber der Beweis dafür, dass das Licht nicht als eine absolut nothwendige Wachsthumsbedingung, sondern nur als eine Nebenbedingung anzusehen ist, muss als unmittelbar erbracht angesehen werden, wenn man sich an die Thatsache des sehr ausgiebigen Wachsthums von Pflanzentheilen bei völligem Ausschluss der Lichtstrahlen erinnert.

b) Die inneren, historischen oder ererbten Wachsthumsbedingungen. Es ist bekannt, dass jeder Pflanzentheil, z. B. ein Blatt oder ein Internodium, nur eine gewisse Zeit lang fortwächst, und dass ebenso die Geschwindigkeit, mit der das Wachsthum während der auf einander folgenden Entwicklungsstadien eines Pflanzentheils statt hat, keineswegs stets dieselbe ist, selbst dann nicht, wenn die äusseren Wachsthumsbedingungen immer in gleicher Weise auf die im Wachsthum begriffenen Zellen einwirken. Demnach übt also der Alterszustand der Pflanzentheile einen Einfluss auf ihr Wachsthum aus, oder es werden, um es mit anderen Worten zu sagen, Hand in Hand mit dem gerade erfolgenden Wachsthum in den Zellen Zustände hervorgerufen, die auf das fernere Wachsthum in bestimmter Weise einwirken.

Neben diesen inneren Wachsthumsbedingungen existiren aber noch anderweitige, die ihren Grund von vornherein in den specifischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Pflanzentheile selbst haben. Wenn eine bestimmte Pflanzenspecies im Allgemeinen ein sehr energisches Wachsthum, eine andere ein sehr schwaches zeigt, wenn das Wachsthum des einen Theiles einer Pflanze von einer äusseren Wachstumsbedingung in wesentlich verschiedener Weise wie dasjenige eines anderen Theiles des nämlichen Organismus beeinflusst wird[1]), oder wenn gleichnamige Glieder (z. B. die Blätter) verschiedener Pflanzenarten ganz abweichende Formen annehmen, so setzt das Zustandekommen dieser Phänomene offenbar die Mitwirkung innerer Wachsthumsursachen voraus, welche auf den specifischen Charakter der Zellen selbst zurückgeführt werden müssen. Das Wachsthum steht eben unter dem Einflusse jener bereits im zweiten Paragraphen erwähnten organisatorischen Momente, für welche zumal dies eigenthümlich ist, dass jede äussere Wachsthumsbedingung unter ihrer Mitwirkung das Wachsthum selbst nur in ganz bestimmter Weise beeinflussen kann, und dass die in Folge des Wachsthums in den Pflanzentheilen hervorgerufenen Veränderungen als bleibende, nicht wieder ohne weiteres rückgängig zu machende erscheinen.

Wenn die inneren Wachsthumsbedingungen auch als historische oder ererbte bezeichnet wurden, so geschah dies, weil dieselben, abgesehen von jenen durch den Fortgang des Wachsthumsprocesses selbst erst hervorgerufenen, den Zellen, in welchen sie zur Geltung kommen, von vornherein in Folge ihrer Abstammung eigenthümlich sind. Jeder Pflanzentheil, ja jede Zelle besitzt bestimmte Eigenschaften, die nicht erst im Verlaufe des Lebens erworben werden sondern die von Anfang an für dieselben charakteristisch sind. Diese Eigenschaften der Zellen werden durch Vererbung einem Pflanzenindividuum von anderen übermittelt und sind für eine bestimmte Pflanzenspecies der Hauptsache

[1]) So werden wir später sehen, dass z. B. die Schwerkraft auf die Wurzeln und Stammgebilde einer und derselben Pflanze in durchaus verschiedener Weise einwirkt.

nach unveränderlich. Die inneren Wachsthumsbedingungen sind also als etwas Gegebenes anzusehen, sie hängen mit der specifischen Natur der Zellen auf das Innigste zusammen, wir können sie nicht leicht beseitigen, und es ist bei dem Studium des Wachsthumsprocesses von fundamentaler Bedeutung, ihren Einfluss keinen Augenblick unberücksichtigt zu lassen.

Uebrigens muss vor der Anschauung gewarnt werden, als ob die inneren Wachsthumsbedingungen ihre Entstehung ganz besonderen Kräften verdankten. Die Existenz der inneren Wachsthumsbedingungen muss vielmehr auf die Thätigkeit der nämlichen physikalischen und chemischen Kräfte zurückgeführt werden, welche ihren Einfluss auch noch heute auf die pflanzlichen Zellen geltend machen; nur sind uns die specifischen Eigenthümlichkeiten der Zellen, welche den inneren Wachsthumsbedingungen zu Grunde liegen, vor der Hand allerdings fast völlig unbekannt. Es erscheint mir von principieller Bedeutung zu sein, als Träger der inneren Wachsthumsbedingungen das Protoplasma der Zellen anzusehen, und alle Erscheinungen auf die specifischen Eigenthümlichkeiten desselben zurückzuführen. Ich meine, dass SACHS[1]) der Physiologie einen grossen Dienst geleistet hat, indem er nachdrücklich betont, dass seiner Ansicht nach mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substratverschiedenheiten derselben verbunden sind. Ich glaube annehmen zu dürfen, wie ich bereits an anderer Stelle andeutete,[2]) dass in der That die lebendigen Eiweissmoleküle oder Lebenseinheiten des Protoplasma, die man auch zweckmässig als physiologische Elemente bezeichnen kann, eine sehr verschiedenartige Natur besitzen. Nimmt man an, dass nicht allein die physiologischen Elemente verschiedener Pflanzenspecies, sondern ebenso diejenigen der verschiedenen Organe einer bestimmten Pflanzenart nicht genau den nämlichen Charakter tragen, so wäre damit der Ausgangspunkt einer für die Physiologie gewiss fruchtbaren Hypothese gegeben.

Endlich will ich noch betonen, dass es unzweifelhaft für das Verständniss des Wesens der inneren oder ererbten Wachsthumsursachen sehr wichtig sein dürfte, die sogen. Nachwirkungserscheinungen der Spannungszustände sowie der Wachsthumsprocesse recht eingehend zu studiren. Diese Nachwirkungen, von denen noch mehrfach die Rede sein wird (vergl. § 15, 38, 42 etc.), führen dahin, dass Pflanzen, die zunächst unter dem Einfluss wechselnder äusserer Einflüsse vegetirten und in Folge dessen Schwankungen ihrer Spannungszustände und Wachsthumsbewegungen erkennen liessen, selbst dann noch entsprechende Veränderungen der Spannung sowie des Wachsthums zeigen, wenn sie nachträglich constant bleibenden äusseren Bedingungen ausgesetzt werden. Es scheint mir, dass zwischen den Ursachen sowie den Phänomenen der Nachwirkung einerund der Vererbung andererseits in der That nur ein gradueller, ein quantitativer Unterschied besteht, und da die Nachwirkungserscheinungen einem eindringenden Studium gewiss zugänglich sind, so würden bezügliche Untersuchungen zugleich eine Bedeutung für das Verständniss der Vererbungsphänomene gewinnen können.

---

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 452.

[2]) Vergl. DETMER, landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 10. pag. 751.

Zweites Kapitel.

Allgemeine Eigenschaften wachsender Pflanzentheile.

§ 4. Aufzählung der Eigenschaften. Den wachsenden Pflanzentheilen kommt eine Reihe von Eigenschaften zu, die ihnen allerdings nicht ausschliesslich eigenthümlich sind, deren Kenntniss aber für das Verständniss der Wachsthumserscheinungen ein hervorragendes Interesse beansprucht. Die wachsenden Zellenbestandtheile (die verschiedenen protoplasmatischen Gebilde, die Amylumkörner sowie Zellmembranen) sind, wie bereits im 29. Paragraphen des ersten Theils meines Systems der Pflanzenphysiologie auseinandergesetzt worden ist, imbibitionsfähig, d. h. sie sind in Folge ihrer eigenthümlichen Organisationsverhältnisse in Berührung mit Flüssigkeiten im Stande, die Moleküle derselben zwischen ihre festen Partikel (Tagmen oder Micellen) aufzunehmen. Die auf diesem Wege herbeigeführte Erscheinung der Quellung der organisirten pflanzlichen Gebilde ist für die Mechanik des Wachsthumsprocesses, wie später speciell gezeigt werden soll, von sehr grosser Bedeutung.

Die wachsenden Pflanzentheile setzen äusseren Einwirkungen, wie dies alle Körper thun, gewisse Widerstände entgegen. Je nach dem Grade der Widerstandsfähigkeit unterscheidet man harte und weiche pflanzliche Gebilde; zu den ersteren gehören die verholzten Membranen, zu den letzteren die Chlorophyllkörper, und das Protoplasma. Solche Gebilde, die eher den Zusammenhang ihrer Theilchen aufgeben, als dass sie ihre Form unter dem Einfluss äusserer Einwirkungen (Druck und Zug) wesentlich ändern, werden als spröde bezeichnet (z. B. Amylumkörner). Dehnbare Körper sind solche, welche ihre Form unter dem Einfluss von Zugkräften oder von Biegungsursachen beträchtlich ändern. Wenn die gedehnten Körper ihre ursprüngliche Form nach Beseitigung der Dehnungsursache wieder mehr oder minder annehmen, so werden sie als im höheren oder geringeren Grade elastische bezeichnet.

§ 5. Dehnbarkeit und Elasticität. Die Dehnbarkeits- sowie Elasticitätsverhältnisse der Pflanzentheile besitzen für die Theorie des Wachsthums eine so hervorragende Bedeutung, dass wir denselben in einem besonderen Paragraphen unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. SACHS, der die Wichtigkeit der hier in Rede stehenden Eigenschaften der wachsenden Pflanzentheile klar erkannte hat auch Untersuchungen zu deren genauerer Feststellung ausgeführt[1]). Er benutzte wachsende Stengeltheile zu seinen Versuchen und brachte am oberen sowie unteren Ende je eines abgeschnittenen Internodiums mit chinesischer Tusche feine Striche als Marken an. Ober- und unterhalb der Marken wurden die Sprosse mit den beiden Händen gefasst und auf einer Millimetertheilung liegend, so stark wie möglich, aber ohne dass die Gefahr des Reissens eintrat, gedehnt. Einige Beobachtungen lieferten die folgenden Ergebnisse:

Namen der Pflanze.	Ursprüngliche Länge des Internodiums.	Wurde gedehnt um pCt. der Länge.	Restirt eine bleibende Verlängerung von
Sambucus nigra	26 Millim.	18,0 %	5,4 %
das nächst ältere Internodium	65 „	3,1 „	1,1 „
noch älteres Internodium	115 „	0,8 „	0,0 „
Aristolochia Sipho	71,6 „	6,3 „	3,5 „
nächst älteres Internodium	226 „	2,6 „	0,8 „

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch der Botanik. pag. 753.

Auf die Zahlen der letzten Columme komme ich weiter unten noch zurück; hier ist zunächst dies Resultat der Versuche von SACHS für uns von Wichtigkeit, dass wachsende Sprosse im frischen Zustande einen nicht unerheblichen Grad von Dehnbarkeit besitzen.

Die weitere Verfolgung des hier berührten Gegenstandes musste natürlich auch zu der Frage führen, wie sich die Dehnung des Gewebes verschiedener Zonen eines und desselben Internodiums unter der Einwirkung der nämlichen Kraft gestaltet. Man wird aber bei der Ausführung der bezüglichen Untersuchungen von vornherein darauf zu achten haben, ob sich die Pflanzentheile, mit denen man experimentirt, im Zustande normaler Turgescenz befinden, oder ob dies nicht der Fall ist. Bestimmt man nämlich die Dehnbarkeit turgescirender Pflanzentheile, so misst man nicht die Grösse der totalen Dehnbarkeit derselben, sondern, da die Zellen bereits unter dem Einfluss des Turgors gedehnt sind, nur die Differenz zwischen der totalen Dehnbarkeit und der durch den Turgor bereits vorhandenen Ausdehnung.

DE VRIES [1]) bestimmte die Dehnbarkeit turgescirender Pflanzentheile und fand, dass bei Sprossen, unabhängig von dem Alter derselben, das Maximum der Dehnbarkeit in unmittelbarer Nähe der Endknospe liegt. Physiologisch weit wichtiger ist offenbar die Frage nach der Vertheilung der Dehnbarkeit an solchen Pflanzentheilen, die nicht turgesciren, und DE VRIES [2]) hat auch dieses Problem speciell bearbeitet. Die zu diesem Experimente dienenden wachsenden Sprosse wurden zunächst unter Anwendung der plasmolytischen Methode, auf welche wir später noch eingehender zurückkommen werden, ihres Turgors vollständig beraubt und nach der natürlich erfolgten Verkürzung bei der Ausführung derjenigen Versuche, die gerade für uns ein besonderes Interesse beanspruchen, so stark gedehnt, dass sie ihre ursprüngliche Länge wieder annahmen. Auf die Sprosse waren in bestimmten Entfernungen Tuschestriche als Marken angebracht worden, und es ergaben sich, auf eine Anfangslänge der einzelnen Partialzonen von 20 Millim. berechnet, z. B. die folgenden Werthe für die Verkürzung der Partialzonen in Folge des Turgorverlustes durch Plasmolyse sowie für die Verlängerung in Folge der Dehnung.

Junge Blüthenstiele von

Thrincia hispida.			*Plantago media.*		
Zone.	Verkürzung in Folge des Turgorverlustes.	Verlängerung in Folge der Dehnung.	Zone.	Verkürzung in Folge des Turgorverlustes.	Verlängerung in Folge der Dehnung.
I oben	1,8 Millim.	1,9 Millim.	I oben	2,0 Millim.	2,1 Millim.
II	1,9 "	2,1 "	II	2,2 "	2,2 "
III	2,0 "	1,9 "	III	1,3 "	0,8 "
IV	0,8 "	0,6 "	IV	0,1 "	0,1 "
V	0,0 "	0,0 "	V	0,0 "	0,0 "

Wachsende Sprosse lassen also, wenn sie ihres Turgors beraubt worden sind und nicht zu stark gedehnt werden, etwas unterhalb ihrer Spitze ein Maximum der Dehnbarkeit erkennen. Im älteren Theil der Sprosse nimmt die Dehnbarkeit stetig ab.

---

[1]) Vergl. DE VRIES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. B. 1. pag. 519.

[2]) Vergl. DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen d. Zellstreckung. Halle 1877. pag. 111.

Ein Körper, der seine Form unter dem Einfluss äusserer Momente verändert hat, und der die ihm aufgenöthigte Form beibehält, nachdem die Ursache, welche die Formveränderung bedingte, nicht mehr wirksam ist, heisst unelastisch. Nimmt der Körper dagegen die ursprüngliche Form wieder an, so ist er vollkommen elastisch. Wenn ein Körper dagegen seine ursprüngliche Form nach Aufhebung der formverändernden Ursache nicht völlig wieder annimmt, so wird er als unvollkommen elastisch bezeichnet, und die Zahlen der letzten Columne der Tabelle auf pag. 452 lassen in der That erkennen, dass wachsenden Pflanzentheilen unter Umständen eine solche unvollkommene Elasticität eigenthümlich ist. Die gedehnten Sprosse haben sich nämlich nach Aufhebung der Dehnungsursachen nicht wieder bis auf ihre ursprüngliche Länge contrahirt, sondern sie zeigen eine bleibende Verlängerung, deren Grösse als Maassstab zur Beurtheilung ihrer Elasticitätsverhältnisse dienen kann. Die einem Körper äusserlich aufgenöthigte grösste Formveränderung, welche noch eine vollständige Restitution der anfänglichen Form zulässt, bestimmt die Elasticitätsgrenze, in Folge einer Ueberschreitung derselben kann der Körper seine ursprüngliche Form nicht wieder annehmen; er ist dann eben unvollkommen elastisch.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie solche an Pflanzentheilen beobachtet werden können, welche dem Einflusse einer Zugkraft ausgesetzt gewesen sind, lassen sich auch erkennen, wenn dieselben Druckkräften oder Biegungsursachen unterliegen. Wachsende Pflanzentheile können comprimirt werden, und sie sind ebenso in erheblichem Grade biegsam. Wenn die Druckkräfte oder Biegungsursachen nicht mehr auf die Pflanzentheile einwirken, so nehmen dieselben ihre ursprüngliche Form gewöhnlich nicht wieder völlig an; ihre unvollkommene Elasticität documentirt sich also auch in diesen Fällen.

§ 6. Die Erschütterungskrümmungen. — Durch Stösse, Schläge oder Erschütterungen überhaupt können an wachsenden Pflanzentheilen plötzlich auftretende Krümmungserscheinungen hervorgerufen werden, die zuerst von HOFMEISTER[1]) genauer studirt wurden. SACHS[2]) zeigte aber neuerdings, dass die Ansichten HOFMEISTER's über die Ursachen, welche das Zustandekommen der in Rede stehenden Krümmungsphänomene bedingen, nicht in allen Punkten zutreffende waren.

Wenn aufrechte, im Wachsthum begriffene Sprosse am unteren Theil, dessen Längenwachsthum bereits beendigt ist, plötzlich heftig angestossen werden, so zeigt der freistehende Gipfel unmittelbar nach dem Stoss oder Schlag eine starke Krümmung, deren Concavität auf derjenigen Seite liegt, von welcher der Stoss oder Schlag unten erfolgte. In manchen Fällen, z. B. bei *Lythrum*, *Senecio*-arten, bei Blüthenstengeln von *Digitalis*, genügt ein einziger Schlag mit einem Stocke, um die Erschütterungskrümmungen hervorzurufen; in anderen Fällen treten dieselben erst nach wiederholten Stössen oder Schlägen hervor. Die krümmungsfähigste Region der Sprosse liegt immer in unmittelbarer Nähe des Gipfels derselben. Wird diese Region am noch graden Spross durch feine Tuschestriche markirt, und der Pflanzentheil alsdann durch Schläge in Schwingung versetzt, so zeigt sich, dass die convexe Seite des sich krümmenden Sprosses eine Verlängerung, die con-

---

1) Vergl. HOFMEISTER, Berichte d. königl. sächs. Gesellsch. der Wiss. 1859.

2) Vergl. SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 1874. pag. 755.

cave aber eine Verkürzung erlitten hat. Die von SACHS ermittelten Zahlen der folgenden Tabelle lassen dies in der That deutlich erkennen:

Name der Sprosse.	Ursprüngliche markirte Länge.	Krümmungsradius annähernd.	Verlängerung der convexen Seite.	Verkürzung der concaven Seite.
Polygonum Fagopyrum	63 Millim.	8 Centim.	2,1 %	1,6 %
Helianthus tuberosus	98 „	— „	2,0 „	1,4 „
Valeriana exaltata .	150 „	32 „	0,8 „	0,7 „
„ „ . .	110 „	— „	0,7 „	2,1 „
Vitis vinifera . . .	149 „	6—10 „	1,3 „	2,0 „

Die Erscheinungen, welche wir hier besprochen haben, kommen auf dieselbe Weise zu Stande wie jene, welche sich geltend machen, wenn man Sprosse einfach zwischen den Händen gekrümmt hat. Das Gewebe derjenigen Seite der Sprosse, welche die Stösse oder Schläge empfängt, muss comprimirt werden, während sich die Gewebe der entgegengesetzten Seite in Folge dessen ausdehnen müssen. Die auf diesem Wege hervorgebrachten Krümmungen werden nun aber nach dem Aufhören der Stösse oder Schläge der unvollkommenen Elasticität der Pflanzentheile wegen nicht unmittelbar rückgängig gemacht, sondern bleiben zunächst bestehen, und können höchstens allmählich durch elastische Nachwirkungen oder durch Wachsthumsprocesse wieder ausgeglichen werden.

Bei dem Versuche, diejenigen Vorgänge specieller zu beurtheilen, die sich im Gewebe solcher Pflanzentheile geltend machen, welche Erschütterungen erleiden, muss auch noch auf die sehr merkwürdige Angabe von G. KRAUS[1]) hingewiesen werden, dass in Sprossen im Momente der Erschütterung (mögen die Sprosse entblättert sein oder ihre Blätter noch tragen, mag eine Krümmung erfolgen oder nicht nachweisbar werden) eine Neubildung von Zucker[2]) stattfindet, so dass die Pflanzentheile absolut zuckerreicher werden. In der rechten und linken Hälfte gerader Sprosse ist die Concentration des Zellsaftes dieselbe; ebenso ist der Zuckergehalt des Saftes gleich. Sprosse, die Erschütterungskrümmungen erfahren haben, lassen, wie KRAUS nachgewiesen hat, erkennen, dass der Zellsaft der convex gewordenen Hälfte concentrirter als derjenige der concaven Hälfte ist, und dass der Zellsaft der ersteren Hälfte mehr Zucker als derjenige der letzteren enthält.

Ich bin der Ansicht, dass das Zustandekommen der Erschütterungskrümmungen direkt nichts mit der Zuckerbildung zu thun hat. Die ersteren sind Folge der Dehnbarkeits- sowie Elasticitätsverhältnisse der Sprosse, aber die Zuckerbildung durch Erschütterung ist nichts desto weniger im hohen Grade interessant. Ich meine, dass diese Zuckerbildung ihre Erklärung vorläufig wohl durch die Annahme finden kann, dass Erschütterungen ganz allgemein die Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma beschleunigen und damit eine gesteigertere Anhäufung stickstofffreier Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle (eben Zucker) in den Pflanzenzellen bedingen.[3]) Man darf, wie noch zu bemerken ist, gewiss be-

[1]) Vergl. G. KRAUS, Ueber die Wasservertheilung in d. Pflanze, II. In Abhandlungen d. naturforschenden Gesell. z. Halle. Bd. 15.

[2]) Besser gesagt: von Kupferoxyd reducirender Substanz.

[3]) Möglich ist es auch, dass Erschütterungen das bei der Zuckerbildung aus Amylum in den Pflanzen betheiligte Ferment (Diastase) in irgend einer Weise beeinflussen, und dass auf diesem Wege die gesteigerte Zuckerbildung bei Erschütterungen zu Stande kommt.

haupten, dass die Zellen auf der concaven Seite gekrümmter Sprosse, weil sie comprimirt werden, gewisse Wassermengen verlieren und an die gedehnten Zellen der convexen Seite abgeben.[1])

Drittes Kapitel.

Theorie des Wachsthumsprocesses.

§ 7. Der Turgor. — a) Allgemeines. Wenngleich ich mich bereits im ersten Theile dieses Systems der Pflanzenphysiologie über den Turgor der Zellen ausgesprochen habe, so muss ich hier auf denselben Gegenstand noch einmal specieller zurückkommen, da eine klare Einsicht in das Wesen der Turgorerscheinungen die Grundlage für das Verständniss der heutigen Wachsthumstheorie, wie dieselbe zumal von SACHS entwickelt worden ist, bildet.

Wenn die Pflanzenzellen aus dem jugendlichen Zustande, in welchem das Innere derselben vollkommen von körnigem Protoplasma erfüllt erscheint, in den älteren Zustand übergegangen und in das Stadium der lebhaftesten Streckung sowie Volumenvergrösserung eingetreten sind, so unterscheidet man meistens die folgenden Theile deutlich an den Zellen: 1. Die Cellulosemembran, 2. das wandständige Protoplasma mit dem Kern, 3. den Zellsaft, der, vom Protoplasma umschlossen, den grössten Raum der Zelle einnimmt.

Da nun im Zellsaft bestimmte Stoffe (Mineralstoffe, Pflanzensäuren, Kohlehydrate) im gelösten Zustande vorhanden sind, denen die Fähigkeit zukommt, Wassermengen von aussen in das Innere der Zellen auf osmotischem Wege hinein zu befördern, so muss die Menge des Zellsaftes unter geeigneten Bedingungen vermehrt werden. Das Protoplasma legt sich in Folge des in den Zellen zur Geltung kommenden hydrostatischen Druckes der Innenseite der Cellulosemembran dicht an, aber damit hat der in Rede stehende Vorgang noch keineswegs sein Ende erreicht. Die mit Wasser imbibirten Schichten des Protoplasma sowie der Cellulosemembran sind bekanntlich sehr dehnbar, und wenn die durch die osmotische Saugkraft des Zellinhaltes erzeugte Druckkraft, die Turgorkraft, fortdauernd, indem immer neue Wassermengen in das Innere der Zelle eintreten, bedeutender wird, so müssen jene Schichten alsbald unter dem Einfluss der Turgorkraft lebhaft gedehnt werden. Diese Turgorausdehnung erreicht erst dann ihr Ende, wenn die Elasticitätsverhältnisse der gedehnten Schichten weiterer Volumenvergrösserung der Zelle ein Ziel setzen, indem sie dem ferneren Ausdehnungsbestreben des Zellsaftes einen hinreichend grossen Widerstand entgegenstellen[2]).

Der Turgor der Zellen kommt also durch den Druck des Zellsaftes auf die dehnbaren sowie elastischen Schichten des Protoplasma und der Cellulosemembran zu Stande, und die Grösse der in einer turgescirenden Zelle herrschenden Spannung (Turgorspannung) erweist sich von sehr verschiedenen Momen-

---

[1]) Es sei hier noch bemerkt, dass nach KRAUS der procentische Zuckergehalt des Saftes aller Zellen solcher Sprosse, die Erschütterungskrümmungen erfahren haben, zunimmt, nämlich sowohl der Zuckergehalt des Zellsaftes der convex- wie auch derjenige des Zellsaftes der concav werdenden Seite. Der Zuckergehalt des Zellsaftes der ersteren Seite wächst aber beträchtlicher als derjenige des Zellsaftes der letzteren. Uebrigens würde es sehr wichtig sein, die von KRAUS angeregten Fragen specieller zu verfolgen.

[2]) Es sei hier übrigens, um Irrthümern vorzubeugen, bemerkt, dass auch jugendliche Zellen, in denen der Zellsaft (Vacuolenflüssigkeit) noch nicht scharf abgegrenzt ist, turgesciren können

ten abhängig. Turgescirende Pflanzentheile sind wasserreich und steif, während Pflanzentheile, die ihren Turgor verloren haben (z. B. gewelkt sind), relativ wasserarm und schlaff erscheinen. Nur allseitig geschlossene Zellen können turgesciren; Zellen, deren Wandungen mit wirklichen Poren versehen sind, vermögen nicht in den Zustand der Turgescenz überzugehen. Die Grösse der Turgorausdehnung einer Zelle ist einerseits abhängig von der Grösse der Turgorkraft, andererseits aber von der Grösse des Widerstandes, den die gespannten Zellenschichten (Plasmaschichten sowie Cellulosemembran) der Turgorkraft entgegensetzen.

Zur Veranschaulichung der Turgorerscheinungen kann man sich zweckmässig des folgenden einfachen Apparates bedienen. Ein kurzes, weites Glasrohr wird auf der einen Seite mit frischer, löcherfreier Schweinsblase oder mit vegetabilischem Pergament verschlossen, dann füllt man den Apparat mit concentrirter Zucker- oder Gummilösung vollkommen an und schliesst auch das andere Ende des Glasrohres mit einer Membran. Wird eine solche künstliche Zelle in Wasser gelegt, so zieht der Inhalt der Zelle, indem osmotische Kräfte zur Geltung kommen, das Wasser mit grosser Kraft an; die Menge der Flüssigkeit in der Zelle wird bedeutend vermehrt, die Membranen wölben sich halbkugelig vor, und die Zelle turgescirt. Bringt man in eine der gespannten Häute mit Hülfe einer Nadel eine feine Oeffnung an, so springt ein mehrere Fuss hoher Flüssigkeitsstrahl hervor, und der Turgor der Zellen ist aufgehoben.

b) Die Turgorkraft. Die Druckkräfte, welche im Innern turgescirender Zellen zur Geltung kommen, und welche ihren Ausdruck in der Grösse der Spannung zwischen Zellsaft und gedehnten Zellschichten finden, sind offenbar sehr erhebliche. H. de Vries[1]) bestimmte die Grösse der Turgorkraft in den Zellen verschiedener Pflanzentheile z. B. derartig, dass er das Untersuchungsobject zunächst mit Hülfe einer alsbald zu besprechenden Methode in den turgorfreien Zustand versetzte. Die Pflanzentheile mussten sich in Folge des Wasserverlustes natürlich contrahiren, und nun wurden sie durch Anhängen von Gewichten wieder bis zu der Länge gedehnt, welche sie im turgescirenden Zustande besessen hatten. Es musste offenbar eine Kraft in Anwendung gebracht werden, welche der Grösse der in den turgescirenden Pflanzentheilen herrschenden Turgorkraft gleich war. Ein junger Blüthenstiel von *Plantago amplexicaulis* von 1 Millim. Dicke verkürzte sich z. B. bei der Ueberführung in den turgorfreien Zustand um 4,9 Millim. (auf 80 Millim. Länge bezogen). Es war ein Gewicht von 50 Grm. erforderlich, um den Pflanzentheil wieder auf seine ursprüngliche Länge auszudehnen. Berechnet man hieraus die elastische Spannkraft eines Querschnittes, so findet man dieselbe zu 6½ Atmosphären. Trotz der sehr bedeutenden Kräfte, die beim Turgor der Pflanzenzellen ins Spiel kommen, ist die Concentration des Zellsaftes der Pflanzen ganz allgemein eine relativ geringe, wie dies z. B. schon aus der Angabe von Sachs[2]) hervorgeht, dass man im Markcylinder rasch wachsender Pflanzentheile oft nur 2—5 % Trockensubstanz findet, wovon ein beträchtlicher Theil noch auf die Zellhäute und das Protoplasma entfällt. Das Zustandekommen lebhaften Turgors in den Zellen setzt daher unbedingt das Vorhandensein solcher Stoffe im Zellsaft voraus, die eine sehr erhebliche Anziehungskraft für Wasser besitzen. Welche Körper kommen hier nun in erster Linie in Betracht?

[1]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877. pag. 118.

[2]) Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 775.

Man wird zunächst an solche Substanzen denken, die mehr oder minder den Charakter von Colloiden tragen (Eiweissstoffe, Gummi, Dextrin, Zucker). Aber die Grösse des absoluten Wasseranziehungsvermögens dieser Körper ist nach den Untersuchungen von DE VRIES[1]) und PFEFFER[2]) keineswegs so gross, wie man wohl früher annahm, und sie kommen in zu kleinen Mengen im Zellsaft vor, um sich an dem Zustandekommen eines lebhaften Turgors in hervorragender Weise betheiligen zu können.

Eine wichtigere Rolle als die genannten Substanzen spielen wohl schon in der hier in Rede stehenden Hinsicht gewisse Mineralstoffe (zumal Chloride sowie salpetersaure Salze). DE VRIES giebt in seiner soeben citirten Abhandlung an, dass z. B. das Wasseranziehungsvermögen des Chlornatriums und Chlorkaliums etwa sechsmal grösser als dasjenige des Zuckers sei; es genügt also eine viel verdünntere Lösung dieser Stoffe, um den nämlichen Effect, wie durch eine concentrirtere Zuckerlösung hervorzurufen.

Ganz besonders scheinen nun die organischen Säuren sowie die löslichen sauren Salze derselben die osmotische Saugkraft des Zellsaftes und damit die Turgorkraft zu steigern. Diese im Protoplasma gebildeten Körper scheinen dem Zellsaft vor allen Dingen, was zumal von DE VRIES[3]) betont worden ist, seine Turgorkraft zu verleihen, und diesen Stoffen kommt in der That nach GRAHAM's[4]) und PFEFFER's[5]) Untersuchungen ein sehr erhebliches Wasseranziehungsvermögen zu. Eine directe Bestätigung findet die über die Bedeutung der organischen Säuren für den Turgor der Zellen ausgesprochene Ansicht durch die Thatsache, dass die im Dunkeln schnell erwachsenden Blätter monocotyler Pflanzen säurereicher als die entsprechenden Organe unter normalen Verhältnissen zur Entwicklung gebrachter Pflanzen sind, und dass die langen etiolirten Stengel dicotyler Gewächse einen stark sauer reagirenden Saft enthalten, während der Saft der kleinen Blätter dicotyler Pflanzen kaum sauer reagirt[6]). Ein lebhaftes Wachsthum kann, wie unten eingehender gezeigt werden soll, unter anderem durch Steigerung der Turgorkraft herbeigeführt werden, und wenn Beziehungen zwischen der Grösse des Säuregehalts der Zellen und ihrer Wachsthumsgeschwindigkeit bestehen, so werden wir ebenfalls, zumal unter Berücksichtigung des bereits Gesagten, auf die Existenz von Relationen zwischen dem Säuregehalt der Zellen und der Grösse der in ihnen zur Geltung kommenden Turgorkraft schliessen müssen.

c) Das Verhalten der Cellulosemembran und des Protoplasma. Diejenige Erscheinung,welche wir als Turgor bezeichnen, kann natürlich nur dann zu Stande kommen, wenn sich der vom Zellinhalt geltend gemachten Turgorkraft ein hinreichend bedeutender Widerstand entgegenstellt. Gebilde, die allein aus einer Cellulosemembran und einem Wasser anziehenden Inhalt bestehen, können allerdings auch turgesciren, aber da der Filtrationswiderstand der Cellulosemembran ein nur geringfügiger ist, so würde der Turgor in diesem Falle niemals ein sehr bedeutender werden können. Ebenso wäre aber auch bei Abwesenheit der

[1]) Vergl DE VRIES, Unters. über die Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877. pag. 32.
[2]) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. 1877. pag. 73.
[3]) Vergl. DE VRIES, Botan. Zeitung. 1879. pag. 847.
[4]) Vergl. GRAHAM, Philosophical Transactions. 1849. 1850. 1851.
[5]) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. 1877. pag. 91.
[6]) Vergl. WIESNER, Sitzungsber. d. k. Akadem. d. Wissensch. zu Wien. 1874. Aprilheft. Vergl. auch DE VRIES, Botanische Zeitung. 1879. pag. 852.

Zellstoffmembran und alleiniger Anwesenheit der Protoplasmaschichten kein normaler Turgor möglich, denn unter solchen Umständen würden diese letzteren unter dem Einfluss der vom Zellsaft geltend gemachten Turgorkraft offenbar leicht zerreissen. Das gemeinschaftliche Vorhandensein der Cellulosemembran und das Protoplasma ermöglicht erst das Zustandekommen lebhafter Turgescenz; das letztere legt sich der Innenseite der ersteren dicht an und wird somit vor dem Zerreissen geschützt, während bestimmte Regionen des Protoplasma in Folge ihres grossen Filtrationswiderstandes für viele Stoffe die Zellen vor dem schnellen Verluste der wasseranziehenden Körper sowie des Wassers selbst bewahren.

Es ist nun aber mit Nachdruck zu betonen, dass keineswegs die sämmtlichen Regionen des Protoplasma die gleiche Bedeutung für das Zustandekommen der für den Turgor der Pflanzenzellen so wichtigen osmotischen Processe besitzen, und ich habe bereits im 30. sowie 31. Paragraphen des ersten Theiles dieses Systems auf die bezüglichen Verhältnisse kurz hingewiesen. Viele im Zellsaft in gelöster Form vorhandene Substanzen (Mineralstoffe, organische Pflanzensäuren, Kohlehydrate, wie Dextrin und Zuckerarten, Proteïnsubstanzen, Farbstoffe) sind nämlich nicht oder nur in sehr untergeordnetem Grade im Stande, die Hautschicht des Protoplasma (das Hyaloplasma) unter gewöhnlichen Umständen zu passiren.[1]) Wenn die Zellen demnach auf osmotischem Wege Wasser von aussen aufnehmen, so treten keineswegs diejenigen Stoffe, welche die Turgorkraft hervorrufen (also zumal Pflanzensäuren) aus den Zellen aus, sondern diese Substanzen verharren in den Zellen und können daher unter Umständen das Maximum ihrer Leistungsfähigkeit zur Geltung bringen. Wäre das Hyaloplasma dagegen permeabel für die osmotisch wirkenden Körper, so würde der Turgor der Zellen keineswegs eine bedeutende Grösse erreichen.

Wenn die Turgorkraft im Innern der Zellen zur Geltung kommt, so wird die Membran derselben mehr und mehr straff gespannt. Die Turgorausdehnung schreitet fort, bis die Turgorkraft und die Elasticität der gedehnten Zellschichten sich das Gleichgewicht halten.

d) Die Turgorausdehnung. Die Grösse der Volumenzunahme einer turgescirenden Zelle, also die Grösse der Turgorausdehnung, ist einerseits abhängig von der Grösse der Turgorkraft, andererseits von der Grösse des Widerstandes, welchen die Schichten des Protoplasma sowie der Cellulosemembran der Zellen dem auf sie einwirkenden Druck des Zelleninhaltes entgegensetzen. Die Grösse dieses Widerstandes der gespannten Zellschichten hängt seinerseits ganz von der Beschaffenheit dieser letzteren, namentlich von den Dehnbarkeits- und Elasticitätsverhältnissen sowie von dem Filtrationswiderstande derselben ab. Wenn in zwei Zellen (a und b) eine Turgorkraft von gleicher Grösse zur Geltung kommt, so ist damit noch nicht gesagt, dass die beiden Zellen die nämliche Turgorausdehnung erfahren. Denn wenn z. B. die gespannten Schichten der Zelle a widerstandsfähiger als diejenigen der Zelle b sind, so wird dem Gleichgewichtszustand zwischen der Turgorkraft und dem Widerstande der gedehnten Schichten im ersteren Falle eine geringere Turgorausdehnung als im letzteren entsprechen.

Im Interesse vieler physiologischer Fragen ist es nun bedeutungsvoll, Aufschluss

---

[1]) Vergl. de Vries, Archives Néerlandaises. T. 6. 1871; Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877. de Vries, Botanische Zeitung. 1879, pag. 850. Detmer, vergleichende Physiol. d. Keimungsprocesses d. Samen. 1880. pag. 365.

über die Grösse der Turgorausdehnung der Pflanzenzellen zu erlangen, und es ist daher von grosser Wichtigkeit, dass DE VRIES[1]) eine sehr genaue Methode zur Ermittelung derselben begründet hat. Bei der Handhabung dieser Methode werden die Pflanzentheile (z. B. Sprosse) in geeignete Salzlösungen gelegt nnd zwei bis drei Stunden lang mit denselben in Berührung belassen. Die Pflanzenzellen verlieren unter solchen Umständen ihren Turgor und somit ihre Turgorausdehnung vollkommen, ohne dabei das Leben einzubüssen. Indem die Zellen ihren Turgor verlieren, verkürzen sie sich sehr allgemein (nicht immer, wie im neunten Paragraphen gezeigt werden soll) und diese Verkürzung ist somit ein Maass für ihre vorherige Turgorausdehnung.

Sollen Pflanzentheile der Plasmolyse, mit welchem Namen DE VRIES die in Rede stehende Methode belegt hat, unterworfen werden, so legt man dieselben zweckmässig in 5, 7, oder 10%ige Lösungen von Salpeter oder Kochsalz, nachdem man die Regionen des Pflanzentheiles, deren Verkürzung in der Lösung man messen will, durch feine Tuschestriche markirt hat. Die Salzlösungen dringen in die Zellen ein und entziehen dem Zellsaft, da sie weit concentrirter als dieser selbst sind, Wasser, so dass sich das Protoplasma von der Innenseite der Cellulosemembran ablöst. Der Turgor der Zelle ist aufgehoben, und die untersuchten Pflanzentheile haben in Folge dessen eine erhebliche Volumenverminderung erfahren.

e) Die Turgorspannung. In turgescirenden Zellen besteht natürlich zwischen dem Zellinhalt und der Membran ein Spannungsverhältniss, da der erstere sein Ausdehnungsbestreben geltend zu machen sucht, aber daran bis zu einem bestimmten Grade durch die elastische Membran behindert wird, und da diese letztere ihrerseits das Bestreben hat, sich mehr, als es die in den Zellen herrschenden Druckverhältnisse thatsächlich zulassen, zusammenzuziehen. Diese Spannungen müssen natürlich vollkommen ausgeglichen werden, wenn man die Zellen in den plasmolytischen Zustand versetzt, oder wenn man in den Membranen wirkliche Löcher anbringt. In diesem letzteren Falle kann, selbst dann wenn der Zellinhalt noch Wasser von aussen aufsaugt, gar keine Spannung der bei normal turgescirenden Zellen gedehnten Zellschichten mehr erfolgen, da jede Drucksteigerung im Innern der Zelle sofort durch Saftaustritt aus den Löchern ausgeglichen wird.

Die Turgorspannung der unverletzten Zelle kann übrigens eine bestimmte Grenze nicht überschreiten, denn wenn die Turgorkraft eine gewisse Grösse erreicht, so wird häufig ein Quantum des Zellinhaltes aus den Zellen herausgepresst, indem der allerdings nicht unerhebliche Filtrationswiderstand der gespannten Zellschichten überwunden wird.

Es muss hier ausdrücklich betont werden, dass die Grösse der Turgorausdehnung nicht als ein Maassstab zur Beurtheilung der Grösse der Turgorspannung angesehen werden darf. Wenn z. B. die Turgorkraft einer Zelle keine besonders grosse ist, und die dehnbaren Zellschichten dem auf sie einwirkenden Druck einen relativ geringen Widerstand entgegensetzen, so wird zwar eine beträchtliche Turgorausdehnung resultiren können, aber die Turgorspannung erreicht dennoch keinen hohen Grad. Andererseits geht eine nicht sehr bedeutende Turgorausdehnung häufig mit erheblicher Turgorspannung Hand in Hand.

Die absolute Grösse der Turgorspannung der Zellen kann auf verschie-

---

[1]) Vergl. DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Halle, 1877.

dene Weise Modificationen erleiden. Bei gleichbleibendem Widerstande der dehnbaren Zellschichten muss die Turgorspannung z. B. wachsen, wenn die Turgorkraft in Folge der Neubildung grösserer Quantitäten osmotisch wirksamer Substanzen erhöht wird. Die Turgorspannung muss dagegen eine Verminderung erfahren, wenn z. B. der Filtrationswiderstand der gedehnten Zellschichten durch irgend welche Ursachen sinkt. Besonders beachtenswerth ist auch die Thatsache, dass jeder von aussen auf eine turgescirende Zelle einwirkende Druck die Turgorspannung in derselben steigern muss, während jede Dehnung den entgegengesetzten Erfolg hat. In diesem letzteren Falle kann übrigens die ursprüngliche Turgorspannung wieder erreicht werden, wenn die osmotisch wirksamen Stoffe in den Zellen das Maximum ihrer Leistungsfähigkeit vor der Dehnung noch nicht geltend gemacht hatten, und somit die Bedingungen für das Zustandekommen einer ferneren Wasseraufnahme von aussen gegeben sind.

§ 8. Der Ursprung der bei der Imbibition sowie beim Turgor zur Geltung kommenden Kräfte. — In Folge vieler Stoffwechselprocesse, z. B. der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma sowie der Athmungsvorgänge werden Spannkräfte ausgelöst, die im vegetabilischen Organismus zur Erzeugung von Wärme, Licht und Bewegungen (Protoplasmabewegungen) verwendet werden. Die Pflanze vollzieht aber noch anderweitige Leistungen, und uns interessirt hier insbesondere die innere sowie die äussere Arbeit, welche bei dem Zustandekommen der Imbibitions- sowie der Turgorerscheinungen zur Geltung kommt, und welche zugleich die äusserste Bedeutung für die Wachsthumsphänomene besitzt.

Wenn die mit Wasser imbibirten organisirten pflanzlichen Gebilde einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung verlieren, so wird dadurch eine Wasserbewegung in der Pflanze eingeleitet, als deren nächste Ursache die molekulare Anziehung der Tagmen oder Micellen zum Wasser anzusehen ist. Soll aber diese molekulare Wasseranziehung zu Stande kommen, soll die Arbeit der Wasserbewegung in den Pflanzen geleistet werden, so ist eine Betriebskraft erforderlich. Diese Kraft wird durch freie Wärme geliefert, welche ja die Verdunstung des Wassers erst ermöglicht. Die freie Wärme liefert die Spannkraft, welche es den Micellen möglich macht, wasseranziehend thätig zu sein.

Ebenso liefert die freie Wärme die Betriebskraft für das Zustandekommen der osmotischen Erscheinungen und der Turgorphänomene in der Pflanze. Um dies klar zu machen, sei Folgendes angeführt. Man denke sich ein kurzes, aber weites Glasrohr oben sowie unten mit einer Membran verschlossen. In der künstlichen Zelle befinde sich die wässerige Lösung eines Körpers, dessen Moleküle durchaus nicht im Stande sind, die Membranen zu passiren, während die Wassertheilchen der Lösung dies vermögen. Die mit dem unteren Ende in Wasser eingetauchte künstliche Zelle wird alsbald lebhaft turgesciren; es wird Wasser am oberen Ende der Zelle ausgepresst werden können, und dies nach unten abfliessende Wasser kann bei geeigneter Anordnung des Versuchs z. B. ein kleines Rädchen in Bewegung setzen. Nehmen wir an, dass die Membranen sich im Laufe der Zeit nicht verändern, und der im Innern der Zelle osmotisch thätige Körper die Zelle nicht verlässt, so kann der Apparat, indem das am oberen Ende desselben ausgepresste Wasser durch die Membran am unteren Ende immer wieder in die Zelle eintritt, offenbar unendlich lange Zeit in Gang erhalten werden.

Die Betriebskraft für die Arbeitsleistung des Apparates ist in der Anziehungskraft zu suchen, welche die im Innern der Zelle osmotisch thätige Substanz auf

die Wassertheilchen ausübt. Wenn diese Anziehungskraft sich während unendlich langer Zeit immer wieder auf's Neue geltend macht, so muss den osmotisch thätigen Körpern nach dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft eine Kraftquelle zur Disposition stehen, und es kann hier keine andere Kraftquelle als freie Wärme in Betracht kommen.

Wenn die Pflanzenzellen turgesciren, so wird natürlich ebenfalls eine ganz bedeutende Arbeit geleistet. Auch ist für das Zustandekommen des Wachsthums ein erheblicher Arbeitsaufwand erforderlich, und wir werden alsbald specieller zeigen, dass nur turgescirende Zellen zu einem lebhaften Flächenwachsthum ihrer Membranen befähigt sind. Dieselbe Kraft, nämlich die freie Wärme, welche das Zustandekommen der Turgorausdehnung der Zellen ermöglicht, ist zugleich auch von der grössten Bedeutung für die Wachsthumsphänomene. (Vergl. auch § 25.)

Demnach kann also nicht allein die actuelle Energie des Lichts als Quelle der Betriebskraft des vegetabilischen Organismus angesehen werden. Ein wesentlicher Theil der für die Pflanze bedeutungsvollen Spannkräfte wird vielmehr durch Bindung freier Wärme beschafft[1]).

§ 9. Das Flächenwachsthum der Zellhäute.[2]) — Der Zellstoff, welcher den hauptsächlichsten Bestandtheil der wachsenden Zellmembranen bildet, ist nicht als solcher im Protoplasma vorhanden; die Cellulosemembran ist daher nicht als ein einfaches Ausscheidungsprodukt des Plasma aufzufassen. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass eine in Folge der Dissociationsprocesse der lebendigen Eiweissmoleküle sowie der Decompositionsvorgänge im Protoplasma gebildete Substanz, die aber noch keine Cellulose darstellt, vom Plasma ausgeschieden wird und sich sofort in Zellstoff umwandelt[3]). Die Grösse der jugendlichen Zellen ist sehr gering. Die protoplasmahaltigen, wachsenden Zellen erfahren aber gewöhnlich eine sehr bedeutende Volumenvergrösserung, die dahin führt, dass die Zellen schliesslich oft hundert-, ja tausendmal grösser als zu Beginn ihrer Entwickelung sind. Diese Volumenvergrösserung der Zellen wird durch das Flächenwachsthum der Zellhäute vermittelt. Die bedeutende Volumenvergrösserung der wachsenden Zellen kommt keineswegs durch eine einfache passive Dehnung der Zellhäute zu Stande, sondern sie ist mit einer Einlagerung neuer Zellstoffmassen zwischen die bereits vorhandenen Tagmen oder Micellen der Häute verbunden, und redet man daher von dem Zustandekommen eines Intussusceptionsprocesses beim Flächenwachsthum der Cellulosemembranen der Zellen. Für die Beurtheilung der Vorgänge beim Flächenwachsthum der Zellhäute, mit denen wir uns in diesem Paragraphen specieller zu beschäftigen haben, ist es nun von fundamentaler Bedeutung, dass in neuerer Zeit, zumal durch die bahnbrechenden Untersuchungen von SACHS sowie durch die Arbeiten von H. DE VRIES immer deutlichere Beziehungen zwischen dem Turgor und dem Wachsthum der Zellen hervorgetreten sind.

Der letztere Forscher hat direkt gezeigt, dass nur mehr oder minder turgescirende Zellen wachsen können, dass aber turgorlosen Zellen (plasmolytisch gemachten) diese Fähigkeit völlig abgeht. Pflanzentheile, die in verdünnte Salz-

[1]) Es ist übrigens zu beachten, dass hierbei auch die Wärme in Anspruch genommen werden kann, welche in den Pflanzenzellen selbst durch Athmung oder bei dem Zustandekommen von Imbibitionsprocessen etc. erzeugt wird.

[2]) Ueber die Wachsthumsprocesse protoplasmatischer Gebilde sind wir, wie hier bemerkt werden mag, nicht genauer unterrichtet.

[3]) Vergl. DETMER, System d. Pflanzenphysiologie. I. Theil, pag. 131.

lösungen gebracht werden, sind noch im Stande schwach zu wachsen; je concentrirter die Lösungen sind, um so geringfügiger werden die Zuwachse, bis diese endlich bei Concentrationen der Lösungen, welche den Turgor der Zellen gänzlich aufheben, völlig verschwinden[1]).

Wenn die mit Wasser imbibirte Zellhaut unter dem Einflusse der Turgorkraft einfach gedehnt wird, und die Zelle in Folge dessen eine Volumenvergrösserung erleidet, so ist damit die nothwendige Vorbedingung für das Zustandekommen des Wachsthumsprocesses gegeben, aber ein wirkliches Wachsthum noch nicht eingetreten, denn die Turgorausdehnung kann ja durch Wasserentziehung (Welken, Plasmolyse) wieder rückgängig gemacht werden. Wachsthumsphänomene treten erst auf, wenn die Zellen, wie im zweiten Paragraphen hervorgehoben worden ist, unter Mitwirkung organisatorischer Kräfte nicht wieder rückgängig zu machende Gestalt- oder Volumenveränderungen erfahren. Diese kommen aber unter dem Einfluss der Turgorkraft dadurch zu Stande, dass sich zwischen die Theilchen der gedehnten Zellmembran neue Zellstoffpartikelchen einlagern, und dass die bereits vorhandenen Tagmen der Zellhaut vergrössert werden[2]). Die Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten muss natürlich durch dieses Wachsthum und die damit im unmittelbaren Zusammenhange stehende gesteigerte Aufnahme von Imbibitionswasser seitens der wachsenden Zellschichten mehr oder minder ausgeglichen werden. Die Turgorspannung in den Zellen wird durch das Wachsthum herabgesetzt, aber dies geschieht nur vorübergehend, denn die Zelle kann nach erfolgter Ausgleichung der Elasticitätsspannung neue Wasserquantitäten von aussen aufnehmen, abermals stark turgesciren und wachsen[3]). Nach dem Gesagten ist es klar, dass beim Wachsthum zwei wesentliche Momente in Betracht kommen:

1. Die Dehnung der mit Plasma ausgekleideten Zellhaut durch den Turgor.
2. Die Ausgleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten.

Daraus erhellt, dass diejenigen Momente, welche bestimmend auf das Wachsthum einwirken, dasselbe in doppelter Weise beeinflussen können. Wenn die Dehnung der gespannten Schicht gesteigert, oder die Ausgleichung der Elasticitätsspannung beschleunigt wird, so muss das Wachsthum der Zellen eine Begünstigung erfahren; eine retardirende Wirkung auf das Wachsthum der Zellen üben dagegen solche Momente aus, welche die Dehnung der gespannten Schichten verringern oder die Spannungsausgleichung verlangsamen[4]).

Die hier geltend gemachten Principien lassen von vornherein eine bis zu einem gewissen Grade befriedigende Erklärung gewisser Phänomene zu, die ich hier erwähnen muss, da die Frage nach den Ursachen derselben in genaue Beziehung zu den in Rede stehenden Verhältnissen gebracht werden kann.

Wenn die Grösse des Widerstandes der gespannten Zellschichten (Cellulosemembran sowie Protoplasmabeleg) im ganzen Umfange einer Zelle die gleiche ist, so muss diese Zelle, da die Kraft, welche die erwähnten Schichten zu dehnen

---

1) Vergl. H. DE VRIES, Untersuchungen über Zellstreckung. Halle 1877. pag. 52.

2) In diesem letzteren Falle findet allerdings ein Appositionsprocess statt, aber das Zustandekommen desselben ist doch erst nach vorausgegangener Intussusception möglich.

3) Vergl. SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 762. Vergl. auch GODLEWSKI, Botan. Zeitung. 1879. No. 8.

4) Veränderungen der Dehnung der gespannten Zellschichten können namentlich bedingt werden: 1. durch Schwankungen der Turgorkraft; 2. durch Veränderungen der Dehnbarkeitsverhältnisse der gespannten Zellschichten; 3. durch Veränderungen der Elasticitätsverhältnisse derselben; 4. durch Veränderungen des Filtrationswiderstandes derselben.

bestrebt ist, an jedem Punkte dieselbe ist, kugelige, oder bei gegenseitigem Druck der Zellen auf einander, polyedrische Gestalt annehmen. Werden aber die gespannten Zellschichten in Folge ihrer specifischen Beschaffenheit oder in Folge der Wirksamkeit äusserer Kräfte durch die Turgorkraft an einem Punkte schwach, an anderen stärker gedehnt, so ist damit die Bedingung für die Entstehung der mannigfachsten Zellformen gegeben. Es können auf diesem Wege z. B. sternförmige Zellen entstehen. Fadenförmige Zellen müssen sich bilden, wenn die gespannten Zellschichten an der Spitze der Zellen der Turgorkraft den geringsten Widerstand entgegensetzen (Haarbildungen, keimende Pollenkörner und Sporen Wenn wir sehen, dass die Zellen der Blätter hauptsächlich nur in zwei Richtungen des Raumes wachsen, so erklärt sich diese Erscheinung ebenfalls unter Berücksichtigung des Gesagten. Die gespannten Schichten der Zellen solcher Organe welche, wie Knollen und Zwiebeln, hauptsächlich in die Dicke wachsen, müssen insbesondere in querer Richtung gedehnt werden.

Wir sind nun allerdings heute noch nicht darüber orientirt, weshalb die Widerstandsgrösse der gespannten Schichten der Zellen an verschiedenen Punkten häufig nicht die gleiche ist, aber die weitere Verfolgung der hier berührten Verhältnisse, die namentlich von DE VRIES schärfer ins Auge gefasst worden sind führt doch noch zur Betrachtung einiger eigenthümlicher Wachsthumsphänomene auf welche an dieser Stelle wenigstens kurz hingewiesen werden muss.

Es ist nämlich eine sehr beachtenswerthe Erscheinung, dass, während die Cotyledonen der Keimpflanzen oft über der Erde ausgebreitet sind, und die Plumula in Folge dessen aus dem Boden hervorragt, die Ansatzstellen der Cotyledonen sowie der aus der Knospe hervorgegangenen Blätter später im Boden versteckt sind. Es müssen die Pflanzen also nachträglich in den Boden hineingeschoben werden, und dies geschieht durch die im Pflanzenreich sehr allgemein verbreitete Wurzelcontraction. Diese Verkürzung der Wurzeln, welcher eine erhebliche biologische Bedeutung zukommt, ist neuerdings eingehend von DE VRIES studirt worden. Er constatirte zunächst die Erscheinung an der Hauptwurzel des Klees und der Rübe. Die Pflanzen, deren Wurzeln mit Marken versehen waren, wurden einige Wochen lang mit Hülfe der Methode der Wassercultur cultivirt. Wiederholte Messungen ergaben, dass die Verkürzung an den Wurzeln in dieser Zeit 10—20 ℔ betrug.

Werden nicht zu alte Wurzeln der verschiedensten Pflanzen mit Wasser in Berührung belassen, so zeigt sich, dass alle Partialzonen derselben, mit Ausnahme der noch in die Länge wachsenden Theile der Wurzelspitze, eine Verkürzung erleiden. Dabei nimmt aber das Volumen der Wurzeln, wie DE VRIES ausdrücklich bemerkt, zu. Wenn die völlig turgescirenden Wurzeln nachträglich unter Benutzung geeigneter Salzlösungen in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, so erschlaffen sie, aber verlängern sich.

Unsere Erörterungen über den Turgor haben zu dem Resultat geführt, dass die Zellen durch das Zustandekommen des Turgors eine Volumenvergrösserung erfahren müssen. Dieser Satz besitzt ganz allgemeine Gültigkeit; er gilt nicht allein für die Zellen der Stengel oder Blätter, sondern ebenso für die contraktilen Wurzelzellen. Um so merkwürdiger ist es, dass diese letzteren sich, im Gegensatz zu anderen Zellen, bei der Wasseraufnahme verkürzen und bei einem Wasserverlust verlängern. Diese auf den ersten Blick vielleicht unverständlichen Phänomene lassen sich aber dennoch leicht allgemeinen Gesichtspunkten unter

[1]) Vergl. H. DE VRIES: Landwirthschtl. Jahrbücher. B. 9. pag. 37.

ordnen, wie schon die Thatsache der Volumenvergrösserung contraktiler Zellen in Folge von Wasseraufnahme vermuthen lässt. Verkürzen sich nämlich diese Zellen indem sie turgesciren, so wächst ihr Durchmesser. In allen turgescirenden Pflanzenzellen findet eine Dehnung der dehnbaren Zellschicht unter dem Einfluss der Turgorkraft statt. Bei den sich streckenden Zellen fällt das Maximum der durch den Zellinhalt hervorgebrachten Dehnung dieser Zellschichten in Folge ihrer Beschaffenheit mit der Achse der Zellen zusammen; den contraktilen Zellen fällt dagegen in dieser Richtung das Minimum der Dehnung zu, und sie dehnen sich daher bei der Wasseraufnahme in der Querrichtung aus, verkürzen sich aber in der Längsrichtung, gleich wie ein Kautschukstreifen, wenn er in einer Richtung ausgedehnt wird, sich in der darauf senkrechten Richtung contrahirt.

Unter Berücksichtigung der Resultate, die DE VRIES bei dem Studium der schnellen Contraction der Wurzelzellen in Folge der Wasseraufnahme gelangt hat, gelingt es nun auch, die langsame Contraction der Wurzeln, wie sie in der Natur thatsächlich zur Geltung kommt, zu verstehen. Diese letztere ist, da sie zu Volumenveränderungen der Pflanzentheile führt, die nicht wieder rückgängig gemacht werden können, als eine Wachsthumserscheinung aufzufassen, und da die Dehnung der dehnbaren Zellschichten durch den Turgor als eine Vorbedingung des Wachsthums durch Intussusception aufzufassen ist, so müssen Zellen, deren gespannte Schichten in der Querrichtung weniger widerstandsfähig als in der Längsrichtung sind, auch in der ersteren lebhafter als in der letzteren wachsen. Ein schwaches Wachsthum in der Längsrichtung mag wohl bei den contraktilen Zellen erfolgen; es ist dasselbe aber auf jeden Fall nicht lebhaft genug, um die durch die eigenthümliche Vertheilung der Dehnbarkeit in den gespannten Zellschichten bedingte Verkürzung auszugleichen.

Am Schlusse dieses Paragraphen ist es noch erforderlich, einige Worte über die viel besprochenen sogen. anorganischen Zellen TRAUBE's[1]) zu sagen, um dem Leser zu zeigen, welchen Werth das Studium derselben für die Wachsthumsphysiologie besitzt. Wird ein Tropfen des Körpers A in die Lösung des Körpers B gebracht und entsteht nun im Umfange des Tropfens ein Niederschlag, dessen Interstitien kleiner als die Moleküle seiner Componenten sind, so muss jener Niederschlag Membranform annehmen. Solche Niederschlagsmembranen kann man z. B. herstellen, indem man einen Tropfen des sogen. βLeims (gewonnen durch längeres Kochen gewöhnlichen Leims) in eine Lösung von Gerbstoff (Tannin) einträgt, oder indem man einen Tropfen concentrirter Kupferchloridlösung (bequemer kleine Stückchen festen Kupferchlorids) in verdünnte Ferrocyankaliumlösung bringt. Nachdem die Niederschlagsmembranen von gerbsaurem Leim oder Ferrocyankupfer entstanden sind, zieht der Inhalt der künstlichen Zellen (Leim in einem, Kupferchlorid im anderen Falle) Wasser von aussen an. Der Zellinhalt übt einen immer lebhafter werdenden Druck auf die ihn umschliessende und dehnbare Membrane aus, so dass die Zelle alsbald lebhaft turgescirt. Trotzdem die Moleküle der Membranogene relativ gross sind, so vermögen sie dennoch unter bestimmten Umständen in die Interstitien der Niederschlagsmembranen einzudringen; es ist nämlich nur erforderlich, dass dieselben unter dem Einflusse der Turgorkraft hinreichend gedehnt werden. Geschieht dies, so treten z. B. in die Membranen von Ferrocyankupfer von der einen Seite Kupferchloridmoleküle, von der anderen aber Ferrocyankaliummoleküle ein,

[1]) Vergl. TRAUBE, in REICHERT und DU BOIS Archiv f. Anatomie., Physiol. u. wissenschaftl. Medicin. 1867. pag. 87.

aber diese Moleküle vereinigen sich in den Interstitien, da, wo sie auf einander treffen, sofort zur Bildung von Ferrocyankupfer, und dadurch wird das Flächenwachsthum der Niederschlagsmembranen ermöglicht.

Das Studium des Verhaltens der künstlich hergestellten Niederschlagsmembranen ist unzweifelhaft für die Pflanzenphysiologie von hohem Werth, und zumal ist dasselbe für das Verständniss osmotischer Processe in den Pflanzenzellen von Bedeutung. TRAUBE glaubt sogar, dass die Wachsthumserscheinungen seiner sogen. anorganischen Zellen vollkommene Analogie zu den Wachsthumsphänomenen der pflanzlichen Zellen darbieten, aber gegen eine solche Anschauung lassen sich ganz gewiss ernste Bedenken geltend machen.[1])

TRAUBE betrachtet nämlich die Cellulosemembran der Zellen selbst als eine Niederschlagsmembran; als Membranogene werden von ihm aber bestimmte Bestandtheile des Protoplasma einerseits sowie der atmosphärische Sauerstoff andererseits angesehen. Diese Körper sollen, wenn die Interstitien der Haut unter dem Einfluss der Turgorkraft hinreichend erweitert sind, in dieselben eindringen und, indem sie einen Niederschlag von Zellstoff erzeugen, das Flächenwachsthum der Membran herbeiführen. Dieser Auffassung gegenüber lässt sich aber anführen: 1. Wir wissen nicht, ob die Cellulosemembran wirklich eine Niederschlagsmembran im Sinne TRAUBE's ist. 2. TRAUBE's Niederschlagsmembranen besitzen einen sehr hohen Filtrationswiderstand, während derjenige der Zellhaut sehr gering ist, weshalb die Pflanzenzellen nur dann lebhaft turgesciren wenn ihre Zellhaut auf der Innenseite mit einem Protoplasmabeleg, dem in der That ein hoher Filtrationswiderstand eigenthümlich ist, ausgekleidet wird. 3. Stimmt man TRAUBE bei, so würde es complicirter Hypothesen bedürfen, um das Zustandekommen der normalen Athmung der Pflanzen zu erklären, denn TRAUBE's Niederschlagsmembranen sind für die Membranogene inpermeabel, während der Sauerstoff doch unzweifelhaft im Stande ist, die Zellhaut nach verschiedenen Richtungen hin zu passiren.

Ich bin durch reifliche Ueberlegung zu der Ansicht geführt worden, dass die Cellulosemembranen der Pflanzenzellen überhaupt gar keine Niederschlagsmembranen im Sinne TRAUBE's repräsentiren und dass das Flächenwachsthum jener ersteren daher auch in wesentlich anderer Weise wie dasjenige der letzteren erfolgt.

§ 10. Das Dickenwachsthum der Zellhäute und das Wachsthum der Stärkekörner. Während NÄGELI alle Wachsthumsphänomene, auch das Dickenwachsthum der Zellhäute sowie das Wachsthum der Stärkekörner, als durch Intussusceptionsvorgänge vermittelte betrachtete, sind in neuester Zeit Bedenken gegen eine derartige allgemeine Bedeutung der Intussusception geltend gemacht worden. SCHMITZ[2]) versucht sogar, das Flächenwachsthum der Zellhäute als einen in manchen Fällen nicht durch Intussusception, sondern durch Apposition herbeigeführten Wachsthumsprocess aufzufassen, indessen dagegen sind doch wohl schwer wiegende Bedenken zu erheben. Würde das Flächenwachsthum der Membranen thatsächlich durch Apposition erfolgen, so müssten offenbar die peripherischen Regionen der Zellhäute, indem die Zellen sich beim Uebergang aus dem jugendlichen in den erwachsenen Zustand sehr erheblich vergrössern, eine enorme Dehnung erfahren. Die Grösse dieser Dehnung erscheint viel zu be-

[1]) Vergl. auch SACHS, Botan. Zeitung. 1878, pag. 308; TRAUBE, ebendaselbst, pag. 241 und 657; GODLEWSKI, Botan. Zeitung. 1879, pag. 115.

[2]) Vergl. SCHMITZ, Sitzungsber. der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, 1880. Sitzung v. 6. December.

deutend, um überhaupt von den Zellhäuten ertragen werden zu können, und daher halten wir mit Rücksicht auf das Flächenwachsthum der Membranen an der Intussusceptionstheorie fest. Hingegen unterliegt es wohl kaum einem Zweifel, dass das Dickenwachsthum der Zellhäute in seinen überaus mannigfaltigen Formen, wie SCHMITZ es annimmt, zum Mindesten in vielen Fällen durch Apposition vollzogen wird.

Mit Bezug auf das Wachsthum der Stärkekörner haben sich lange Zeit hindurch die Anschauungen, welche NÄGELI in einem grundlegenden Werke der Pflanzenphysiologie ausgesprochen hatte[1]) der allgemeinen Anerkennung erfreut. Die anfangs kugeligen, später mannigfaltige Formen zeigenden Amylumkörner wachsen nach NÄGELI immer durch Intussusception, niemals durch Apposition. Als eine der wesentlichsten Thatsachen, welche diese Ansicht rechtfertigen sollen, wird von NÄGELI diese geltend gemacht, dass die äusserste Schicht der Stärkekörner nach seinen Beobachtungen stets dicht und wasserarm ist. Würde das Wachsthum durch Apposition erfolgen, so müsste die äusserste Schicht der Körner, da dieselben aus dichten und weichen Schichten zusammengesetzt sind, bald eine dichte, bald eine weiche Beschaffenheit besitzen. Beim Wachsthum der Stärkekörner dringen immer neue Mengen zur Stärkebildung geeigneter Substanzen in dieselben ein, lagern sich zwischen die bereits vorhandenen Micellen ein oder schlagen sich auf die vorhandenen Micellen nieder und vergrössern diese dadurch. Ausserdem treten Differenzirungsprocesse in den Körnern auf, die zur Bildung der dichten sowie weichen Schichten derselben führen.

Der Lehre von dem Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception ist neuerdings SCHIMPER[2]) entgegengetreten. Er stützt seine Ansicht, nach welcher die in Rede stehenden organisirten pflanzlichen Gebilde durch Apposition wachsen sollen, namentlich auf die folgende Beobachtung: In manchen im lebhaften Wachsthum begriffenen Zellen trifft man Stärkekörner an, die, weil ihre Substanz theilweise für den Zweck des Wachsthums verwerthet wird, ein corrodirtes Aussehen zeigen, d. h. unregelmässig gelappt, zuweilen sogar durchlöchert erscheinen. Hört das Wachsthum der Zellen später auf, so bleiben die corrodirten Körner erhalten; sie umgeben sich aber mit weiteren Mengen von Stärkesubstanz, sie wachsen, und die jetzt entstehenden peripherischen Theile der Körner zeigen normale Schichtungserscheinungen. Die Beobachtungen wurden an den reifenden Cotyledonen von *Vicia faba, Phaseolus* etc. gemacht, und die Resultate derselben werden von SCHIMPER als Beweise für das Appositionswachsthum der Amylumkörner angesehen. Der genannte Autor sucht weiter auch die Phänomene der Schichtenbildung der Stärkekörner sowie des excentrischen Wachsthums derselben mit seiner Theorie in Einklang zu bringen. Die Appositionslehre hat in ihren allgemeinen Grundlagen sowie in ihrer speciellen Anwendung auf das Wachsthum der Stärkekörner der Irisrhizome kürzlich von A. MAYER[3]) eine wesentliche Erweiterung erfahren, und wenn es gleich gewiss ist, dass der Appositionstheorie noch keineswegs die erforderliche Durchbildung zur Erklärung der mannigfaltigen und sehr complicirten Erscheinungen, die bei dem Wachsthum der Amylumkörner zu beobachten sind, zu Theil geworden ist[4]), so scheint derselben doch wohl der Hauptsache nach die Zukunft zu gehören.

---

[1]) Vergl. NÄGELI, Stärkekörner. pag. 213.

[2]) Vergl. SCHIMPER, Botanische Zeitung, 1881. No. 12.

[3]) Vergl. A. MAYER, Botanische Zeitung, 1881. No. 51.

[4]) Vergl. NÄGELI, Botan. Zeitung 1881. No. 40.

§ 11. Das Verhältniss des Wachsthums zur Zelltheilung. Wenn man das Verhalten der Zellen in verschiedenen Regionen eines Pflanzentheils verfolgt, so zeigt sich, dass die Zellen des Vegetationspunktes in sehr lebhafter Theilung begriffen sind, dagegen ein nur schwaches Flächenwachsthum erfahren. Es folgt darauf eine Region, deren Zellen umgekehrt vor allem Flächenwachsthum erkennen lassen, sich aber nur wenig theilen. Endlich folgen Zellen, deren Wachsthum wesentlich auf Verdickung der Membranen beschränkt ist. Uebrigens braucht das Wachsthum eines Pflanzentheiles nicht immer an dessen Spitze zu erfolgen; es können auch eingeschaltete oder intercalare Vegetationszonen vorhanden sein, d. h. solche, die zwischen bereits fertigen Gewebemassen liegen. Solche intercalare Vegetationszonen finden sich z. B. bei *Phaseolus* an der Spitze der einzelnen Internodien. Viele Blätter sowie die Internodien der Gräser etc. sind aber durch den Besitz intercalarer Vegetationszonen an ihrer Basis ausgezeichnet. Die Zellen der intercalaren Vegetationszonen verhalten sich ähnlich wie diejenigen der eigentlichen Vegetationspunkte an den Spitzen der Pflanzenorgane und liefern wie diese die Elemente zur Bildung der verschiedenartigsten Gewebe des Pflanzenkörpers.

Was die Theilung der Pflanzenzellen anbelangt, so interessiren uns die in neuerer Zeit von STRASBURGER und anderen Forschern eingehend studirten dabei zur Geltung kommenden morphologischen Verhältnisse an dieser Stelle nicht; dagegen kann die Frage nach der Beziehung zwischen dem Wachsthum und der Zelltheilung nicht ganz umgangen werden. Manche Zellen höherer Gewächse, z. B. die Milchzellen von *Euphorbia* theilen sich niemals, obgleich sie ein sehr ausgiebiges Wachsthum erfahren. Es giebt sogar Pflanzen (Siphoneen), welche nur aus einer einzigen, lebhaft wachsenden und reich gegliederten Zelle bestehen Wenn eine theilungsfähige Zelle sich thatsächlich theilen soll, so muss sie zunächst wachsen, und aus alledem geht, wie zumal SACHS[1]) in neuerer Zeit mit besonderem Nachdruck betont hat, hervor, dass die Theilung nicht als primäres, sondern als ein secundäres Moment bei der Entwickelung der Zellen aufzufassen ist, und dass sogar Wachsthum der Zellen ohne Theilung derselben nicht allein denkbar ist, sondern wirklich in der Natur vorkommt. In den meisten Fällen folgt allerdings dem Wachsthum der Zellen eine Theilung derselben, aber diese Theilung ist nicht die Ursache des Wachsthums, sondern die Fächerung der Pflanzenorgane durch Zelltheilungen ist im Gegentheil der Hauptsache nach dem Wachsthum derselben untergeordnet.

Die Art und Weise, in welcher sich die Fächerung des Innenraumes eines wachsenden Pflanzentheiles durch Zelltheilung dem Wachsthum anschliesst, wird, wie SACHS in seinen beiden soeben citirten Abhandlungen mit allem Nachdruck betont, wesentlich durch das von diesem Forscher begründete Princip der rechtwinkeligen Schneidung beleuchtet. Wenn nach erfolgtem Wachsthum der Zellen Theilungsvorgänge stattfinden, so zeigt sich wenigstens in der Regel, dass die bei der Zelltheilung neu entstehenden Wände in einem rechten Winkel auf die schon vorhandenen Wände treffen.[2])

---

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. B. 2, pag. 47 u. 196.

[2]) Es sei hier noch erwähnt, dass auch bei den Zellen sehr niedrig stehender Organismen den Theilungsvorgängen das Wachsthum vorausgeht. Neuerdings hat BREFELD (Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. 1881, pag. 4) z. B. gezeigt, dass die Zellen des *Bacillus subtilis* vor jeder Theilung (bei 17° R. verging von einer Theilung bis zur nächsten eine Zeit von $^{3}/_{4}$ Stunden) lebhaft wachsen.

Viertes Kapitel.

Die Gewebespannung.

§ 12. Begriffsbestimmung. Wird ein langer Holzcylinder in einen unten geschlossenen kurzen Kautschukschlauch, den er ausfüllt, hineingesteckt, und wird der letztere nun so weit gedehnt, dass er über das obere Ende des Holzcylinders hinausragt und hier zugebunden werden kann, so hat man ein gespanntes System hergestellt. Der Kautschukschlauch hat vermöge seiner Elasticität das Bestreben, sich zusammenzuziehen; es ist aber das Zustandekommen einer irgendwie beträchtlichen Contraction nicht möglich, da der Schlauch durch den Cylinder, mit dem er verbunden, daran verhindert wird, sich erheblich zu verkürzen. Es kann in unserem Fall höchstens eine ganz geringfügige Zusammenziehung des Kautschukschlauches eintreten, da derselbe auf den Holzcylinder einen Druck ausübt und diesen in Folge dessen comprimirt. Bei der relativ geringen Compressibilität des Holzes kann die Verkürzung des Holzcylinders aber keinen hohen Werth erreichen. In unserem System wird der Kautschukschlauch also durch den Holzcylinder gedehnt; der letztere aber durch den ersteren comprimirt. Es ist eine Spannung und eine Gegenspannung vorhanden. Diejenigen Elemente eines Spannungssystems, welche andere Elemente desselben Systems dehnen, selbst aber comprimirt und in ihrem Ausdehnungsbestreben gehindert werden, bezeichnet man als activ oder positiv gespannte. Die Elemente aber, welche andere Elemente comprimiren, selbst gedehnt und in ihrem Contractionsbestreben gehindert sind, müssen als passiv oder negativ gespannte aufgefasst werden. In unserem System ist der Holzcylinder also activ oder positiv, der Kautschukschlauch passiv oder negativ gespannt.

In einem sich in Ruhe befindenden Spannungssystem müssen die Spannung sowie die Gegenspannung sich das Gleichgewicht halten, sie müssen gleich sein. In unserem Falle suchen sich also die Kautschuktheilchen mit derselben Kraft zusammenzuziehen, mit welcher die Holztheilchen sich von einander zu entfernen streben.

Wird die Verbindung zwischen den Elementen eines Spannungssystems aufgehoben, in unserem Falle also der Kautschukschlauch von dem Holzcylinder losgebunden, so tritt Spannungsausgleichung ein. In Folge dessen muss sich das vorher positiv gespannte Element (Holzcylinder) ausdehnen, während das seither negativ gespannte Element (Kautschukschlauch) eine Verkürzung erfährt.

Die Dimensionsänderungen, welche die Elemente eines Spannungssystems in Folge der Isolirung erfahren, können uns nur unter bestimmten Voraussetzungen Anhaltspunkte zur Beurtheilung der in dem unversehrten System herrschenden Spannungsintensität gewähren, dagegen geben sie keinen Aufschluss über die Spannungsintensität der einzelnen Elemente eines Spannungssystems. Wenn sich der Kautschukschlauch nach dem Isoliren sehr erheblich zusammenzieht, während das Holz eine nur geringfügige Ausdehnung erfährt, so beweist dies Verhalten nicht, dass ersterer stark, letzterer schwach gespannt war. Beide Elemente müssen in Verbindung mit einander gleich energisch gespannt gewesen sein, und die Dimensionsänderungen, welche sie nach dem Isoliren erfahren, werden durch ihre eigenthümlichen Dehnbarkeits-, Compressibilitäts- sowie Elasticitätsverhältnisse bedingt. Die Dimensionsänderungen, welche die einzelnen Gewebemassen von Pflanzentheilen nach dem Isoliren zeigen, sind ebenso nicht dazu geeignet, uns

Aufschluss über die Spannungsintensität der Gewebe zu verschaffen. Wird z. B. das Mark und das Holz etwas älterer, noch nicht ausgewachsener Internodien isolirt, so dehnt sich jenes stark aus, dieses zieht sich aber wenig zusammen, trotzdem Spannung sowie Gegenspannung im unversehrten Internodium gleiche Grösse besessen haben müssen.

§ 13. Grundursachen der Spannungserscheinungen der Pflanzen[1]. a) Die Imbibition. Da in der Pflanze Gewebemassen vorhanden sind (zumal solche, welche zum grössten Theil aus dickwandigen Zellen, getüpfelten Holzzellen oder Holzgefässen bestehen), die in Folge von Imbibitionsprocessen oder Austrocknungsvorgängen bedeutendere Volumenveränderungen erleiden können, während andere Gewebe dazu nicht in dem nämlichen Maasse befähigt sind, so ist damit die Ursache für das Zustandekommen einer energischen Gewebespannung in den Pflanzen gegeben. Solche Spannungszustände existiren z. B. zwischen dem mit Wasser imbibirten Holzkörper und der Rinde der Bäume.

Es zeigt sich übrigens häufig, dass an Pflanzentheilen, deren einzelne Gewebeelemente verschiedene Imbibitionsfähigkeit besitzen, oder deren Gewebeelemente sich solchen Ursachen gegenüber, welche einen Wasserverlust herbeiführen, nicht gleichartig verhalten, zunächst Spannungen und schliesslich Ausgleichung der Spannungsverhältnisse hervortreten. Diese letztere führt oft das Zustandekommen energischer Kraftäusserungen sowie das Hervortreten von Bewegungserscheinungen herbei, und ich brauche zur Illustration des Gesagten nur auf die Phänomene des Aufspringens der Sporangien, Antheren, vieler Früchte und auf die Bewegungserscheinungen hinzuweisen, welche die Involucralblätter des Blüthenstandes der Carlinaarten in Folge einer Wasseraufnahme oder Wasserabgabe zeigen[2]).

b) Der Turgor. Wenn die Elemente eines Gewebes ihren protoplasmatischen Inhalt verloren haben, oder wenn ihre Membranen gar mit wirklichen Löchern versehen sind, so ist natürlich das Zustandekommen des Turgors in den Zellen ausgeschlossen. Die active Betheiligung der turgorlosen Gewebe an der Gewebespannung wird somit nur durch Imbibitionsprocesse vermittelt werden können. Dagegen besitzt der Turgor für die Spannungszustände jugendlicher Pflanzentheile eine hohe Bedeutung. In jeder turgescirenden Zelle besteht schon eine Spannung zwischen dem Inhalt nnd den gedehnten Schichten des Protoplasmas sowie der Cellulosemembran. Ersterer befindet sich im Zustande activer oder positiver, letztere im Zustande passiver oder negativer Spannung.

Sind solche Zellen, welche zu turgesciren vermögen, mit einander verbunden, so können bedeutende Spannungen hervorgerufen werden. Legt man welke Internodien in Wasser, so nimmt das Mark derselben die Flüssigkeit schnell auf; die Zellen desselben turgesciren stark und suchen sich so lange auszudehnen, bis ihrem Dehnungsstreben durch die Elasticität der peripherischen Gewebemassen des Internodiums das Gleichgewicht gehalten wird, und nun lässt sich das Vorhandensein einer lebhaften Gewebespannung leicht constatiren. Ein längsgespaltener Stengel von *Taraxacum officinale* rollt sich, in Wasser gelegt, spiralig ein. Die Aussenseite wird concav, da das Markparenchym viel lebhafter turgescirt als die Rinde und die Epidermis. Im unverletzten Stengel

---

[1]) Vergl. über das Folgende Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 757.

[2]) Es sei hier noch bemerkt, dass auch in ein und derselben Zellmembran, die aus Schichten von verschiedener Imbibitionsfähigkeit besteht, Spannungen zur Geltung kommen können. Solche Schichtenspannungen können sich z. B. auch in einem Stärkekorn zeigen.

von *Taraxacum* muss Wasseraufnahme also eine sehr hohe Spannung zwischen den centralen und peripherischen Gewebemassen hervorrufen.

c) Das Wachsthum. Dass das Wachsthum überhaupt von Einfluss auf die Spannungszustände in der Pflanze sein muss, leuchtet von selbst ein, obgleich eine detaillirte Behandlung der bezüglichen Verhältnisse mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Wenn z. B. die Zellmembran einer turgescirenden Zelle durch Intussusception wächst, so wird die Turgorspannung mehr oder minder ausgeglichen, und wenn von zwei mit einander verbundenen Geweben das eine lebhafter als das andere wächst, so müssen dadurch die Spannungszustände der Gewebe natürlich wesentliche Veränderungen erfahren[1]).

§ 14. Die Erscheinungen der Gewebespannung. — a) Die Längsspannung. Es gelingt durch die einfachste Beobachtung den Nachweis dafür beizubringen, dass zwischen den Geweben wachsender Pflanzentheile eine energische Längsspannung, d. h. eine Spannung parallel der Wachstumsachse der Organe existirt[2]). Bestimmt man z. B. die Länge eines Internodiums, trennt man dann die einzelnen Gewebemassen desselben mit Hülfe eines scharfen Messers von einander, ohne den Pflanzentheil zu zerren, und misst man jetzt die Länge der isolirten Gewebe, so ergiebt eine Vergleichung der gewonnenen Resultate, dass die einzelnen Gewebeschichten keineswegs die nämlichen Dimensionen wie das unversehrte Internodium besitzen. Das isolirte Mark ist ganz allgemein länger als das unversehrte Internodium, während dagegen in der Regel die Epidermis, die gesammten Rindenschichten sowie das Holz eine Verkürzung erfahren. Das Mark muss daher im unverletzten Stengeltheil im Zustande activer, Epidermis, Rinde und Holz müssen dagegen im Zustande passiver Spannung vorhanden gewesen sein.

Die peripherischen Gewebemassen erfahren übrigens beim Isoliren keineswegs sämmtlich die nämliche Verkürzung. Die Epidermis verkürzt sich am meisten, Rinde sowie Holz weniger, und es ist nach der Isolirung im Allgemeinen

$$E < R < H < M > H > R > E.$$

Im unversehrten Internodium ist jede Gewebeschicht gegen die nächst innere passiv, gegen die nächst äussere activ gespannt.

Seither ist allein auf die Spannungszustände der Internodien Rücksicht genommen, aber es muss bemerkt werden, dass ebenso in anderweitigen Pflanzentheilen Gewebespannung herrscht. So ist z. B. die Existenz einer beträchtlichen Längsspannung zwischen den Geweben vieler Blattstiele (zumal derjenigen von *Rheum* sowie *Philodendron)* nachgewiesen. Auch die Wurzeln zeigen eigenthümliche Spannungserscheinungen[3]), und ebenso bestehen Spannungen zwischen den äusseren und inneren Schichten des Hyphengewebes der grossen Hutpilze.

Sehr beachtenswerth ist die Thatsache, dass in den ganz jugendlichen Theilen der Pflanzen (Wurzel- sowie Stengelspitzen) keine Spannungen existiren, dass die-

---

[1]) Es muss beachtet werden, dass diese Veränderungen der Spannungszustände wieder eine Rückwirkung auf den Wachsthumsprocess ausüben.

[2]) Die Erscheinungen der Gewebespannung sind zuerst von DUTROCHET (vergl. mémoires pour servir à l'hist. etc. 1837) specieller untersucht worden, und HOFMEISTER, SACHS sowie KRAUS haben dem Gegenstande dann zumal weitere Aufmerksamkeit gewidmet. Vergl. HOFMEISTER, Berichte d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1859 u. 1860. SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie u. Lehrbuch d. Botanik. KRAUS, Botan. Ztg. 1867.

[3]) Vergl. H. DE VRIES; Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 41.

selben in lebhaft in die Länge wachsenden Pflanzentheilen bedeutende sind, und dass die Spannungen schliesslich wieder verschwinden. Aus einigen Angaben von KRAUS berechnen sich z. B. für die Längsspannung von Internodien die in der folgenden Tabelle angegebenen Werthe:

Pflanze.	Nummern des Internodiums (I das jüngste).	Längsänderung der isolirten Gewebe in pCt. des ganzen Internodiums. Epidermis.	Rinde.	Holz.	Mark.
Sambucus nigra	I		— 3,1	0,0	0,0
	II		— 1,5	— 1,0	+ 6,4
	III		— 1,6		+ 6,5
	IV		— 1,6	+ 0,3	+ 6,1
	V		— 0,2	+ 0,2	+ 0,7
	VI		— 0,5	— 0,5	+ 0,1
Helianthus tuberosus	I—IV	— 4,3	— 1,7		+ 6,8
	V—VI	— 1,7	— 0,0		+ 6,8
	VI—VII	— 0,9	— 0,4		+ 4,4
	VIII	— 0,5	— 0,0		+ 3,2
	IX—XI	— 0,0	+ 0,9		+ 2,0

Wenngleich wir heute noch keineswegs im Stande sind, die Ursachen der hier in Rede stehenden Phänomene im Einzelnen genau anzugeben, so verdienen doch die folgenden Bemerkungen zur Deutung der in der vorstehenden Tabelle mitgetheilten Angaben einige Beachtung. Die Spannungsverhältnisse können natürlich erst dann in ausgeprägter Weise hervortreten, wenn es zu einer Differenzirung der Gewebe gekommen ist. Die Zellen des Markes turgesciren in Folge der Beschaffenheit ihres Inhaltes sowie ihrer Membranen unzweifelhaft weit lebhafter, als die Zellen anderer Gewebe, wie dies bereits im vorigen Paragraphen unter b hervorgehoben worden ist, und schon dadurch, zumal aber durch das lebhaftere Wachsthum des Markes, welches in genauer Beziehung zu seinen eigenthümlichen Turgorverhältnissen steht, müssen die mit dem Mark verbundenen, im jugendlichen Zustande sehr dehnbaren peripherischen Gewebe beträchtliche Zerrungen erfahren, während dieselben ihrerseits das Mark an seinem Ausdehnungsstreben zu verhindern suchen. Wenn nun mit fortschreitendem Alter der Internodien die Cuticularisirung der Epidermis immer weitere Fortschritte macht und die das Mark umgebenden Gewebe mehr und mehr verholzen, so müssen die Widerstände, welche das Mark zu überwinden hat, fortdauernd grössere werden, und schiesslich kann das Mark dieselben gar nicht mehr überwinden. Das Mark wird sehr energisch comprimirt, die Zellen desselben verlieren ihren Turgor, sie geben ihr Wasser an benachbarte Gewebemassen ab und füllen sich mit Luft. Damit ist aber die Hauptursache der Längsspannung, die Ausdehnung des Marks durch Turgor und Wachsthum, aufgehoben, und die Spannung selbst verschwunden.

In den ausgewachsenen Internodien und Blattstielen ist die Längsspannung gewöhnlich aufgehoben. Nur zuweilen bleibt sie noch bestehen, und dies lässt sich namentlich bei der Untersuchung der Bewegungsorgane der periodisch beweglichen und reizbaren Blätter der Papilionaceen, Mimoseen sowie Oxalideen etc. constatiren. Ich komme am Schlusse dieser Abhandlung auf die bezüglichen Verhältnisse zurück.

b) Die Querspannung. Wenn das Mark bei dem Zustandekommen der Längsspannung comprimirt wird, so muss dasselbe natürlich in der Längsrichtung eine Verkürzung, in der Querrichtung aber eine Ausdehnung erfahren. Die

peripherischen Gewebemassen (Holz, Rinde) müssen im Gegentheil in Folge der passiven Dehnung, welcher sie ausgesetzt sind, eine Verminderung ihres Gesammtumfanges erleiden. Diese einfachen Ueberlegungen lehren, dass in solchen Organen, in denen Längsspannungen bestehen, zugleich Querspannungen existiren können, der Art nämlich, dass die in ihrer Ausdehnung in die Länge behinderten Gewebe (Mark) sich in querer Richtung zu vergrössern bestreben, also activ gespannt sind, und die peripherischen Gewebe somit in der nämlichen Richtung passiv dehnen[1]).

In lebhaft wachsenden Pflanzentheilen kann demnach neben der Längsspannung zugleich eine Querspannung vorhanden sein. Wenn das Längenwachsthum aufhört, so erlischt damit auch die Längsspannung; die Querspannung tritt dagegen in den nunmehr allein in die Dicke wachsenden und zu ausgiebiger Holzbildung befähigten Pflanzentheilen erst recht deutlich hervor. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass die Ursachen der Querspannung jetzt wesentlich andere wie früher geworden sind, was schon von vornherein deutlich aus dem Umstande erhellt, dass nunmehr die Längsspannung, welche das Zustandekommen der Querspannung seither bedingte, ja nicht mehr vorhanden ist.

Wenn das Dickenwachsthum der Stämme unter Vermittelung des Cambiums beginnt, so müssen die Elemente der primären Rinde sowie der Epidermis in peripherischer Richtung gedehnt werden. Ueberdies erfahren die auf der Aussenseite des Cambiumringes erzeugten Phloëmelemente eine passive Dehnung durch das auf der Innenseite des Cambiumringes entstehende Holz, da die Zellen desselben in tangentialer Richtung stärker wachsen als diejenigen des Bastes. Die peripherischen Gewebemassen sind aber nicht allein dehnbar, sondern zugleich elastisch und üben, indem sie sich zusammenzuziehen suchen, einen Druck auf die centralen Gewebe der Stammgebilde aus. Wenn mit zunehmendem Alter die Bildung des Periderms sowie der Borke erfolgt, und das Holz zugleich eine bedeutendere Mächtigkeit erlangt, so muss die Spannungsgrösse offenbar eine fortschreitend erheblichere werden. Das Hautgewebe setzt der Dehnung, welche dasselbe in peripherischer Richtung erfährt, jetzt einen sehr bedeutenden Widerstand entgegen und übt demnach auch einen starken Druck in radialer Richtung auf die centralen Gewebe des Stammes (Phloëm, Cambium und Xylem) aus. Die Thätigkeit des entwickelten Holzes bei dem Zustandekommen der Querspannung ist bis zu einem gewissen Grade mit derjenigen des Markes bei der Längsspannung zu vergleichen. Beide Gewebemassen haben das Bestreben sich auszudehnen und üben daher einen Druck oder Zug auf die mit ihnen verbundenen Gewebe aus. Aber während die eigenthümlichen Functionen des Markes vor allem auf Turgor- sowie Wachsthumsverhältnisse zurückgeführt werden müssen, leuchtet es von vornherein ein, dass das Ausdehnungsbestreben des Holzes insbesondere durch Imbibitionsvorgänge vermittelt wird. Dieser Unterschied ist von grosser Wichtigkeit und für die Beurtheilung der Spannungsverhältnisse in der Pflanze von principieller Bedeutung. Gewisse Elemente des Holzes, die Gefässe nämlich, können überhaupt gar nicht turgesciren; andere

---

1) Ich gehe auf die hier berührten, seither wenig studirten Verhältnisse nicht specieller ein, nur sei noch bemerkt, dass das Bestreben der Markzellen sich quer zu erweitern, nicht immer durch die peripherischen Gewebemassen behindert, sondern in manchen Fällen sogar unterstützt wird. Wenn diese letzteren in der Richtung der Peripherie lebhafter als das Mark wachsen, so zerren sie die Elemente desselben in radialer Richtung, und auf diese Weise wird das Hohlwerden noch wachsender Internodien sowie Blattstiele hervorgerufen.

Elemente vermöchten sich, selbst wenn in ihnen Turgescenzerscheinungen z Stande kämen, der Beschaffenheit ihrer Membranen wegen unter dem Einfluss hydrostatischen Druckes kaum in erheblichem Grade auszudehnen, so dass als als wesentliche Ursache des Ausdehnungsbestrebens fertiger Holzmassen allein das Imbibitionsvermögen derselben anzusehen ist.

Von der Existenz der Querspannung der Stengel und Stämme kann man sich leicht überzeugen, wenn man die einzelnen Gewebe einer Querscheibe derselben von einander trennt, indem man sie durch einen Längsschnitt spaltet und dann in Richtung der Peripherie von einander ablöst. Es zeigt sich dann, wofür KRAUS in seiner citirten Abhandlung viele Beispiele anführt, dass die isolirten Hautgewebemassen eine Contraction erfahren. Dieselben müssen also im unversehrten Pflanzentheil im Zustande passiver Spannung vorhanden gewesen sein, während das Holz aktiv gespannt war.

Es ist angeführt worden, dass die Längsspannung ein und desselben Stengels nicht in sämmtlichen Regionen desselben die nämliche Grösse besitzen kann. Genau dasselbe ist bezüglich der Querspannung der Fall. Dies zeigt sich schon bei der Untersuchung einjähriger, stark in die Dicke wachsender Stämme (z. B. *Helianthus)*. In der Nähe der Spitze solcher Stämme ist das Dickenwachsthum sehr gering, und in der Nähe der Basis wird in Folge des continuirlich wirkenden Druckes die Elasticitätsgrenze der peripherischen Gewebemassen allmählich überschritten, so dass das Maximum der Querspannung in einer mittleren Region der Stämme liegen muss. Sehr deutlich zeigt sich eine ähnliche Vertheilung der Spannungsintensität an solchen Pflanzen, deren Stämme zu ausgiebiger Borkenbildung befähigt sind. Wenn auf die Borke in Richtung der Peripherie ein lebhafter Druck von innen her geltend gemacht wird, so muss, da dieselbe in hohem Grade widerstandsfähig ist, eine sehr bedeutende Spannung resultiren. Schliesslich wird dieser Widerstand aber überwunden, die Borke reisst auf, und es erfolgt mindestens ein theilweiser Spannungsausgleich. Etwas oberhalb der Stelle der Borkenabschuppung muss also am Stamme ein Maximum der Querspannung vorhanden sein, und nach unten sowie nach oben wird die Spannungsintensität abnehmen müssen.

§ 15. Die Veränderungen der Spannungsintensität a) Der Einfluss des Wassers. Wenn man die Spannungsintensität eines Internodiums (gemessen an der Längsdifferenz zwischen dem unversehrten Pflanzentheil und der isolirten Geweben) feststellt und ein gleichalteriges Internodium der nämlichen Pflanzenspecies nach längerem Welken auf seine Spannungsintensität prüft, so ergiebt sich dieselbe für das letztere kleiner als für das erstere. Die benutzte Methode kann, sofern man nur mit gleichalterigen Internodien experimentirt, deren Gewebe ähnliche Dehnbarkeits- sowie Elasticitätsverhältnisse besitzen, zu brauchbaren Resultaten führen, und es ergiebt sich also, dass Wasserverlust die Intensität der Längsspannung, auf welche es hier zunächst ankommt, deprimirt. Wasserzufuhr steigert die Spannungsintensität wieder. Bestimmt man die Länge isolirter Mark- und Epidermisstreifen vor sowie nach dem Welken, so zeigt sich, wie zumal KRAUS fand, dass der Wasserverlust eine sehr bedeutende Verkürzung des Markes, aber eine relativ geringe Verkürzung der Epidermis zur Folge hat. Umgekehrt verlängern sich isolirte Markstreifen in Contact mit Wasser viel erheblicher als isolirte Epidermisstreifen.

Auch bezüglich der Querspannung ist es sicher, dass Wasserzufuhr die Inten

sität derselben steigert, Wasserverlust aber das Entgegengesetzte zur Folge hat. Wenn, wie es thatsächlich der Fall ist, der Holzkörper bei zunehmendem Wassergehalt seinen Umfang vergrössert, so muss schon dieses Moment eine Erhöhung der Spannungsintensität herbeiführen. Dazu kommt, dass die Rindenringe der Stämme, wie KRAUS[1]) gezeigt hat, durch Wasserzufuhr zwar an Dicke zu-, an Länge aber abnehmend, einen gesteigerten Druck auf die centralen Gewebemassen ausüben müssen.

Alle diejenigen Ursachen, welche den Wassergehalt des Pflanzenkörpers steigern (Wasserzufuhr zum Boden, verminderte Transpiration etc.) bewirken demnach eine Erhöhung der Spannungsintensität, während ein Sinken des Wassergehaltes der Pflanzen den entgegengesetzten Erfolg herbeiführen muss.

b) Der Einfluss der Temperatur. KRAUS hat bereits in seiner in der botanischen Zeitung vom Jahre 1867 über die Gewebespannung veröffentlichten Abhandlung gezeigt, dass die Temperaturverhältnisse von Einfluss auf die Intensität der Gewebespannung sind. Die Spannungsintensität sinkt namentlich bei Temperaturen unter 8° C., und bei solchen Wärmegraden soll die weiter unten zu erwähnende tägliche Periodicität der Gewebespannung nicht mehr zu constatiren sein. KRAUS hat ferner nachgewiesen (vergl. seine in der letzten Anmerkung citirte Abhandlung, pag. 50), dass Steigerung der Spannungsintensität durch höhere Temperatur keineswegs mit einer Zunahme des Gesammtwassergehaltes der Stämme Hand in Hand zu gehen braucht. Temperatursteigerung treibt Wasser aus dem Holz in die Rinde, und es kann schon dadurch eine Zunahme der Spannungsintensität bewerkstelligt werden.[2])

Unter Berücksichtigung der soeben angeführten Thatsachen erscheint es von vornherein als wahrscheinlich, dass die Intensität der Querspannung im Laufe eines Jahres Schwankungen unterliegen muss, und in der That sind solche constatirt worden. Es ist aber daran zu erinnern, dass die Veränderungen der Spannungsintensität keineswegs ausschliesslich als Folge des Temperaturwechsels aufzufassen sind, sondern dass sicher eine ganze Reihe verschiedener Faktoren bei dem Zustandekommen der jährlichen Spannungsperiode betheiligt sind, von denen die Temperaturverhältnisse allerdings in erster Linie maassgebend erscheinen. Im Winter ist die Spannungsintensität der niederen Temperatur wegen auf jeden Fall gering; mit dem Erwachen der Vegetation im Frühjahr und der damit Hand in Hand gehenden starken Quellung des Gewebes der Stämme steigt die Spannungsintensität bedeutend, um später, wenn der Holzkörper in Folge der mit der Entfaltung der Blätter immer lebhafter zur Geltung kommenden Transpiration wieder wasserärmer wird, auf's Neue zu sinken. Schliesslich erfährt die Spannungsintensität eine abermalige Erhöhung durch das bis zum Hochsommer anhaltende Dickenwachsthum der Stämme.[3])

c) Der Einfluss des Lichts. Vom Standpunkte der heutigen Wachsthumsphysiologie aus ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, dass die Intensität der Gewebespannung (Längs- sowie Querspannung) solcher Pflanzentheile, die unter sonst constanten äusseren Bedingungen wechselnden Beleuchtungsverhältnissen

---

[1]) KRAUS, Ueber d. Wasservertheilung in d. Pflanze. I. Abhandlung, pag. 65. Sonderabdruck aus d. Festschrift d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle. 1879.

[2]) Specielle Begründung vergl. bei KRAUS.

[3]) Vergl. SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 778 und H. DE VRIES. Flora 1875. pag. 98.

ausgesetzt werden, Schwankungen erfährt, die ihren Grund aber nicht allein in dem Vermögen der Lichtstrahlen haben, erwärmend zu wirken und eine Steigerung der Transpiration herbeizuführen, sondern deren Ursachen auch in anderen Verhältnissen zu suchen sind. Das Licht kann nämlich einen unmittelbaren Einfluss auf den Turgorzustand und damit auch auf das Wachsthum der gespannten Gewebe ausüben, woraus sich sofort eine Abhängigkeit der Intensität der Spannungen von den Beleuchtungsverhältnissen ableiten lässt.

Wir werden an anderer Stelle zeigen, dass Dunkelheit die Turgorausdehnung sowie das Wachsthum der Pflanzenzellen im Allgemeinen steigert, während die Lichtstrahlen in entgegengesetzter Weise auf die Zellen einwirken. Danach würde also Dunkelheit eine Erhöhung, Lichtzutritt aber eine Verminderung der Intensität der Gewebespannung zur Folge haben. Diese Anschauung, welche gewiss im Wesentlichen richtig ist, bedarf übrigens noch einer exacten experimentellen Begründung.[1])

d) Die tägliche Periodicität der Gewebespannung. Untersucht man die Intensität der Längs- sowie Querspannung der Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten, so ergiebt sich, dass dieselbe sich im Laufe von 24 Stunden keineswegs immer auf der nämlichen Höhe erhält. Die Spannungsintensität zeigt nämlich in den frühen Nachmittagsstunden ein Minimum, sie steigt dann bis zum frühen Morgen, erreicht ein Maximum, um endlich wieder zu sinken.

Kraus (vergl. botan. Zeitung, 1867, Beilage, pag. 28) fand z. B. für die Intensität der Querspannung eines älteren Stammes von *Sorbus aucuparia*, im Laufe eines Tages folgende Werthe, welche die procentische Differenz zwischen dem Umfange des ganzen Stammes und der Länge der isolirten Rindenringe ausdrücken:

6 h. a. m.	9 h. a. m.	2 h. p. m.	5 h. p. m.
3,1	2,6	2,2	3,1

Bei der Untersuchung der Querspannung von *Pyrus communis* ergaben sich folgende Werthe:

7 h. a. m.	10 h. a. m.	2 h. p. m.	5 h. p. m.	7 h. p. m.
6,0	4,9	4,2	4,0	5,8

Bei dem Studium der täglichen Periodicität der Querspannung kann man die Rindenringe zu den verschiedenen Tageszeiten stets ein und derselben Region der Pflanzen entnehmen, wodurch die Genauigkeit der Untersuchungsresultate wesentlich erhöht wird. Die Ermittlung der Periodicität der Längsspannung ist mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden, aber es gelingt dennoch, wie die folgenden Angaben von Kraus zeigen, dieselbe zu constatiren. Die folgenden Zahlen welche bei der Bestimmung der Längsspannung der Stengeltheile von *Plantago Psyllium* gewonnen worden sind, repräsentiren Mittelwerthe aus vielen Einzelbeobachtungen; sie beziehen sich auf die procentischen Längsdifferenzen zwischen Rinde und Mark.

---

[1]) Durch einige Angaben von Kraus (Botan. Zeitung, 1867, pag. 125 und Abhandlungen d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle, B. 15, Sonderabdruck d. dritten Abhandlung über die Wasservertheilung in der Pflanze, pag. 69) scheint die geltend gemachte Anschauung gestützt zu werden. Ich habe hier übrigens nur den Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Spannungsintensität im Organismus solcher Pflanzen, die dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, ins Auge gefasst. Die Spannungszustände etiolirter Pflanzen gehören nicht hierher.

Zeit.	Spannung.
7 h. a. m.	2,45
8½ „ „ „	1,76
10 „ „ „	1,72
11½ „ „ „	1,75
12½ „ p. m.	1,66
2 „ „ „	1,46
4 „ „ „	1,35
5 „ „ „	1,93
7¾ „ „ „	2,34

Versuchen wir es, uns über die Ursachen der täglichen Spannungsperiode klar zu werden, so muss von vornherein der Gedanke an die Existenz einer von der Temperatur, dem Licht sowie dem Wassergehalt der Pflanzen unabhängigen Periode als ein heute nicht zu begründender zurückgewiesen werden. Die Veränderungen, welche der pflanzliche Organismus unter dem Einflusse äusserer Faktoren erleidet, genügt auch vollkommen, um eine einigermaassen befriedigende Erklärung für das Zustandekommen des Phänomens der Spannungsperiode zu gewähren, und vor allem ist es der durch Schwankungen der Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse bedingte Wechsel im Wassergehalt der Pflanze, welcher uns hier interessiren muss.

Die Pflanze kann allerdings zu jeder Tageszeit Wassermengen mit Hülfe ihrer Wurzeln aus dem Boden aufnehmen, aber zur Zeit des Tages kommen unter dem Einfluss der Wärme und Licht spendenden Sonnenstrahlen Processe zur Geltung, durch welche dem Pflanzenkörper bedeutende Feuchtigkeitsquantitäten entzogen werden. Die Transpiration vermindert den Wassergehalt der Gewächse in erheblichem Grade, und dieser Umstand muss, wie wir gezeigt haben, ein Sinken der Spannungsintensität zur Folge haben. Während der Nacht braucht die Transpiration zwar nicht völlig still zu stehen, aber sie ist ganz allgemein zu dieser Zeit weit weniger ergiebig als am Tage. Der Wassergehalt des Pflanzenkörpers wächst in Folge dessen, und damit ist unmittelbar eine Erhöhung der Spannungsintensität verbunden. Es ist ferner wohl sicher, dass auch die Lichtstrahlen als solche (d. h. abgesehen von ihrer Fähigkeit, erwärmend zu wirken und einen beschleunigenden Einfluss auf die Transpiration auszuüben) die Schwankungen in der Spannungsintensität, zumal der Längsspannung, mit beeinflussen. Die Gegenwart des Lichtes vermindert unzweifelhaft die Turgorausdehnung der Zellen und wirkt retardirend auf das Wachsthum ein, während die Abwesenheit des Lichtes das Entgegengesetzte zur Folge hat. Ich komme auf alle diese Verhältnisse noch an anderer Stelle eingehender zurück und möchte dieselben hier nur andeutungsweise berühren, um die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Beziehungen zwischen den Beleuchtungs- und Spannungsverhältnissen hinzulenken[1]).

[1]) Für ein genaues Studium der sämmtlichen hier berührten Verhältnisse ist es wichtig, sich mit dem Inhalt der schon citirten 1. und 3. Abhandlung von KRAUS über die Wasservertheilung in den Pflanzen bekannt zu machen. Es wird darin der Einfluss äusserer Verhältnisse (Licht, Temperatur) auf den Wassergehalt der Pflanzen, den Gang des Wassergehaltes der Gewächse im Laufe eines Tages sowie die damit im Zusammenhang stehende tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen besprochen. Am Tage ist nämlich das Volumen der verschiedensten Pflanzentheile kleiner als in der Nacht. Der Verlauf der Schwellungsperiode stimmt mit derjenigen der Periodicität der Spannung sehr nahe überein und die letztere ist wesentlich abhängig von der ersteren.

Ich muss schliesslich noch auf eine Erscheinung etwas specieller eingehen, die mit den hier berührten Verhältnissen in genauerem Zusammenhange steht. Im 43. Paragraph des ersten Theils dieses Systems der Pflanzenphysiologie wurde bereits angedeutet, dass die Periodicität des Saftausflusses eines Pflanzentheiles wohl in Beziehung zu den Phänomenen der täglichen Periodicität der Gewebespannung zu bringen ist, und an dieser Stelle muss dies Verhältniss wieder berührt werden[1]).

Werden decapitirte Pflanzen constanten äusseren Bedingungen ausgesetzt, und bestimmt man unter Anwendung geeigneter Vorsichtsmaassregeln die Menge des aus den Stammstümpfen ausfliessenden Saftes, so zeigt sich, dass die Grösse des Saftausflusses keineswegs immer die nämliche ist. Der Saftausfluss ist am Tage bedeutender als in der Nacht; er erreicht meistens bald nach Mittag sein Maximum, wird dann bis zum folgenden Morgen schwächer, um endlich wieder zuzunehmen. Die Periodicität des Saftausflusses kommt nur bei solchen Pflanzen zu Stande, welche bereits ein gewisses Alter überschritten haben. Es scheint mir gewiss zu sein, dass nur solche Pflanzen die in Rede stehende Periodicitätserscheinung zeigen, in denen sich die Querspannung bereits entwickelt hat. Dieser Umstand deutet schon auf die Relationen zwischen der Periodicität des Saftausflusses einerseits sowie der Gewebespannung andererseits hin. Noch deutlicher tritt aber eine derartige Beziehung hervor, wenn man bedenkt, dass das Maximum des Saftausflusses fast genau auf diejenige Tageszeit (kurz nach Mittag) fällt, in welcher die Spannung ihr Minimum erreicht, während die Zeit des geringsten Saftausflusses (frühe Morgenstunde) mit derjenigen des Spannungsmaximums zusammenfällt. Zwar bedarf die Frage nach der Relation zwischen der täglichen Periode des Saftausflusses und der Spannungsperiode noch sehr eingehender experimenteller Untersuchungen, aber es scheint doch wohl Folgendes bereits jetzt betont werden zu können. Wenn die Querspannung ihr Maximum erreicht, so werden offenbar die Gefässe, in denen der Saft von der Wurzel aus nach aufwärts geleitet wird, am stärksten comprimirt. Die Widerstände, welche die Flüssigkeitsmassen zu überwinden haben, sind unter den bezeichneten Umständen am bedeutendsten, und der Saftausfluss ist in Folge dessen am kleinsten. Umgekehrt muss aus Gründen, die sich nach dem Gesagten von selbst ergeben, die Zeit des Maximums für die Periodicität des Saftausflusses mit der Zeit des Spannungsminimums zusammenfallen.

Besonders beachtenswerth ist nun, dass decapitirte Pflanzen, welche vor jeder Verdunstung geschützt sind, sich fortdauernd den nämlichen Temperatur-, sowie Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt befinden und stets im Dunkeln verweilen, die Periodicität des Saftausflusses erkennen lassen. Hängt nun diese letztere, wie es wohl sicher ist, mit der Spannungsperiode zusammen, so müssen im Organismus der decapitirten Gewächse unter constant bleibenden äusseren Umständen noch diejenigen Ursachen thätig sein, welche der Periodicität der Querspannung zu Grunde liegen. Diese Ursachen sind aber, wie wir gesehen haben, in einem Wechsel des Wassergehaltes der Pflanzengewebe zu suchen, und namentlich spielt der Wassergehalt der Rinde bei dem Zustandekommen der Periodicität der Querspannung eine wichtige Rolle. Man wird somit annehmen dürfen, dass der Wassergehalt der Gewebe, zumal der Rindenschichten, decapitirter

---

[1]) Vergl. die bereits im ersten Theil dieses Systems d. Pflanzenphysiologie citirten Abhandlungen über den Wurzeldruck.

Gewächse auch unter constanten äusseren Umständen Schwankungen erfährt, die allerdings nicht direkt durch den Wechsel von Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnissen etc. hervorgerufen werden, sondern ihre Ursachen in sogen. Nachwirkungen haben. Die im Laufe eines Tages schwankenden äusseren Bedingungen, unter denen sich die Pflanzen ursprünglich entwickelten, induciren die Periodicität der Spannung zwar ganz sicher, aber diese Spannungsperiode — und damit ebenso die Periodicität des Saftausflusses — kann auch im Organismus der decapitirten Gewächse durch Nachwirkung zur Geltung kommen, wenn dieselben constanten äusseren Bedingungen ausgesetzt und dem Wechsel von Tag und Nacht entzogen sind. Es steht dem Experimentator mit Rücksicht auf die hier berührten Verhältnisse noch ein weites Feld der Forschung offen.

e) Weitere Oscillationen der Spannungsintensität. Neben den täglichen Schwankungen der Spannungsintensität, existiren noch anderweitige Oscillationen derselben, die auch von KRAUS (Botan. Zeitung, 1867, pag. 126) beobachtet worden sind, welche aber ebenfalls noch eingehender studirt werden müssen. Diese Oscillationen, welche in sehr kurzen Zeiträumen schwingen, lassen sich auch an Pflanzen beobachten, welche im Dunkeln gehalten werden. Sie erlöschen aber unter solchen Umständen schnell, können indessen durch Beleuchtung der Gewächse wieder hervorgerufen werden. Die Ursachen der in Rede stehenden Oscillationen der Spannungsintensität sind offenbar in Veränderungen des Wassergehaltes der Pflanzengewebe zu suchen, welche durch das Licht hervorgerufen werden, aber sich auch noch im Dunkeln geltend machen können.

Zweiter Abschnitt.

Die durch innere Wachsthumsbedingungen hervorgerufenen Wachsthumserscheinungen.

Erstes Kapitel.

Wachsthumsgeschwindigkeit und Torsionserscheinungen.

§ 16. Die Wachsthumsgeschwindigkeit. Es ist bereits im dritten Paragraphen im Allgemeinen Rücksicht auf die inneren Wachsthumsbedingungen genommen worden. Die durch dieselben hervorgerufenen Phänomene sind sehr mannigfaltiger Natur, aber einer mechanischen Erklärung noch so wenig zugänglich, dass die Physiologie heute fast allein im Stande ist, die bezüglichen Thatsachen zu constatiren.

Berücksichtigen wir zunächst einige der hier in Betracht kommenden augenfälligsten Erscheinungen, so ist vor allem auf die verschiedene den einzelnen Pflanzenarten eigenthümliche Wachsthumsgeschwindigkeit hinzuweisen. Die tägliche Erfahrung lehrt, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit verschiedener Gewächse selbst unter dem Einfluss derselben äusseren Bedingungen eine ausserordentlich verschiedenartige ist. Manche Pflanzen schiessen schnell empor; sie erzeugen in kurzer Frist Stammgebilde von erheblicher Länge sowie Dicke und produciren in kurzer Zeit Blätter von beträchtlichen Dimensionen. Andere Pflanzen wachsen ausserordentlich langsam, so dass es selbst innerhalb längerer Zeiträume kaum gelingt, einen Fortschritt in ihrer Entwicklung wahrzunehmen. Besonders langsam wachsen z. B. manche Flechten. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei

erwähnt, dass sich der Stengel von *Bambusa arundinacea* nach Beobachtungen, die in Kew gemacht wurden, in 24 Stunden um 0,6—0,9 Meter verlängern kann. Ferner kann leicht nachgewiesen werden, dass selbst die Wachsthumsgeschwindigkeit verschiedener Individuen einer bestimmten Pflanzenart keineswegs dieselbe ist. Setzt man z. B. eine Anzahl unter gleichen Umständen gereifter Samen dem Einfluss normaler Keimungsbedingungen aus, so zeigt sich, dass die einzelnen Samen, selbst wenn sie einander äusserlich möglichst gleichen und unter denselben Umständen zur Entwicklung angeregt werden, keineswegs sämmtlich mit der nämlichen Geschwindigkeit keimen. Das individuell verschiedenartige Verhalten der einzelnen Untersuchungsobjecte tritt schon von vornherein deutlich hervor und lässt sich auch fernerhin leicht constatiren. Ebenso ist zu betonen, dass gleichnamigen Gliedern verschiedener Pflanzenspecies oder verschiedener Individuen einer Pflanzenart nicht die nämliche Wachsthumsdauer sowie Wachsthumsenergie[1]) zukommt. (Vergl. § 18.)

Es ist endlich noch hervorzuheben, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils, wie dies wenigstens für einige Fälle sicher constatirt zu sein scheint, innerhalb sehr kurzer Zeiträume, d. h. weniger Minuten, aus inneren Ursachen Schwankungen erfährt. Diese autonomen Oscillationen der Zuwachsbewegung bedingen, dass ein Pflanzentheil selbst bei constant bleibenden äusseren Umständen zunächst in der Zeiteinheit ein relativ langsames Wachsthum erfährt, dann schneller, darauf wieder langsamer, abermals lebhafter und aufs Neue langsamer wächst etc. etc. Solche Oscillationen sind z. B. von Pfeffer[2]) an den wachsenden Wurzeln von *Vicia faba* und von Drude[3]) an den Blättern von *Victoria regia* verfolgt worden.

§ 17. Die Torsionserscheinungen[4]). Wird ein grader Pflanzentheil, z. B. ein Internodium, oben und unten festgehalten und nun an einem Ende um seine Achse gedreht, so tritt eine Torsionserscheinung hervor. Die Seitenlinien des Organs sind der Wachsthumsachse desselben nicht mehr parallel, sondern sie umlaufen diese letztere in Schraubenlinien.

Torsionen können den Pflanzentheilen aber nicht allein durch die Wirksamkeit äusserer Kräfte künstlich aufgenöthigt werden, sondern dieselben sind sehr häufig Folge der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen, welche während der Entwickelung der Gewächse zur Geltung kommen. So zeigen z. B. Stengel mancher dicotyler Pflanzen Torsionserscheinungen. Sehr schön tordiren Organe, wenn sie sich im Finstern entwickeln (hypocotyle Glieder der Keimpflanzen, Blüthenschaft von *Hyacinthus)*. Beachtenswerth ist, dass Stengeltheile, die, wenn sich dieselben unter normalen Verhältnissen entwickeln, nicht tordiren, im etiolirten Zustande häufig Torsionserscheinungen zeigen. Auch manche Blätter, z. B. diejenigen von *Triticum vulgare* sowie verschiedener *Avena*-Species, lassen Torsionen erkennen. Ebenso sind die Stiele der Laubmooskapseln gewöhnlich stark tordirt.

Die Phänomene, welche man an tordirten Pflanzenorganen (zumal den Stengeln)

---

[1]) Als Wachsthumsenergie eines Pflanzentheils bezeichnet man die Fähigkeit desselben, durch das Wachsthum überhaupt eine bestimmte Grösse zu erreichen.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag. 82.

[3]) Vergl. Drude, Nova acta d. Kaiserl. Leop.-Carol.-Deutschen Academie d. Naturforscher. Bd. 43. No. 3.

[4]) Literatur: Sachs, Botanische Zeitung, 1863, Beilage pag. 16; Kraus, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 7, pag. 250; H. de Vries, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 542; Sachs, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl., pag. 831.

wahrnehmen kann, berechtigen unmittelbar zu dem Schluss, dass die äusseren Gewebe derselben länger als die centralen Gewebe sein müssen. Die Wachsthumsprocesse, welche ohne Zweifel als Ursache der Torsionen zu betrachten sind, müssen in den ersteren also lebhafter zur Geltung kommen oder länger dauern als in den letzteren. Für die Beurtheilung der hier in Rede stehenden Verhältnisse ist es wichtig zu beachten, wie schon SACHS betont hat, dass zur Zeit des lebhaftesten Wachsthums der Pflanzentheile gewöhnlich die inneren Schichten derselben das ausgiebigste Wachsthum zeigen, demnach keine Torsion erfolgen kann. Somit wird das Zustandekommen der Torsionen der Stengel wesentlich auf ein durch innere Ursachen bedingtes länger dauerndes Wachsthum der peripherischen Gewebeschichten zurückgeführt werden müssen. Diese Anschauung findet eine Stütze durch die Thatsache, dass die Torsionen gewöhnlich erst am Ende des Längenwachsthums zu Stande kommen. Ferner ist zu bemerken, dass die Stengel nur dann tordiren können, wenn das Längenwachsthum der peripherischen Schichten derselben nicht genau parallel der Wachsthumsachse erfolgt[1]), sondern in Folge kleiner Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Theilchen der äusseren Gewebe eine seitliche Richtung annimmt.[2])

Zweites Kapitel.
Die grosse Wachsthumsperiode.

§ 18. Constatirung der Erscheinungen. Es ist eine merkwürdige Thatsache, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles selbst unter constant bleibenden äusseren Bedingungen keineswegs immer denselben Werth besitzt. Zur Begründung dieses Satzes liessen sich schon die Angaben einiger älterer Forscher, zumal diejenigen HARTING's sowie CASPARY's heranziehen, aber erst SACHS[3]) hat das erwähnte Phänomen in einer für die gesammte Wachsthumsphysiologie fundamentale Bedeutung besitzenden Abhandlung unzweifelhaft festgestellt. Die älteren Beobachter hatten das Wachsthum von Pflanzentheilen nämlich stets im Freien untersucht, also unter Umständen, welche nicht gestatten, den Verlauf des Wachsthums, insofern derselbe unabhängig von verschiedenen äusseren Momenten (Licht, Temperatur etc.) ist, zu verfolgen. SACHS legte dagegen mit Recht von vornherein ein hohes Gewicht darauf, seine Untersuchungsobjecte möglichst constant bleibenden äusseren Bedingungen auszusetzen, und es zeigte sich dabei mit aller Schärfe, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines sich entwickelnden Pflanzentheiles in Folge innerer Wachsthumsursachen keineswegs zu allen Zeiten die nämliche Grösse besitzt. SACHS[4]) sagt darüber selbst:

»Das wachsende, d. h. in Streckung begriffene Stück einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattes verlängert sich in aufeinanderfolgenden gleichen Zeiten nicht um gleiche Zuwachse, dasselbe gilt von ganzen aus vielen Internodien bestehenden Stengeln und sogar von jeder noch so kleinen Querzone eines längswachsenden Organs. Es zeigt sich nämlich, dass das Wachsthum jedes Theiles erst langsam beginnt, immer rascher wird, endlich ein Maximum der

[1]) Ein der Längsachse genau paralleles Längenwachsthum der peripherischen Gewebe würde nur zur Entstehung longitudinaler Spannungen Veranlassung geben.

[2]) Ueber das Zustandekommen von Torsionen unter dem Einfluss äusserer Umstände, vergl. SACHS, Lehrbuch, pag. 833.

[3]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 99.

[4]) SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 788.

Geschwindigkeit erreicht, worauf die Verlängerung wieder langsamer wird und endlich erlischt, wenn das betreffende Organ fertig ausgebildet ist.«

Die Arbeiten von SACHS, auf die ich weiter unten zurückkomme, haben Veranlassung dazu gegeben, dass sich viele Beobachter mit der Bestimmung des Verlaufes der grossen Wachsthumsperiode verschiedener Pflanzentheile beschäftigten, und ich erwähne hier zunächst einige Ergebnisse, zu denen ich bei der Feststellung dieser Periode für das Wachsthum der Keimwurzel von *Pisum sativum* gelangte:

Wurzellänge nach		Zuwachs	Bemerkungen.
48 Stunden	4 Millim.	4 Millim.	Die Pflanze entwickelte sich im Dunkeln bei einer möglichst constanten Temperatur von 16° C. Die Messungen wurden mit Hülfe eines Millimetermaassstabes ausgeführt.
ferneren 48 „	15 „	11 „	
„ 48 „	35 „	20 „	
„ 48 „	70 „	35 „	
„ 48 „	115 „	45 „	
„ 48 „	150 „	35 „	
„ 48 „	175 „	25 „	
„ 48 „	186 „	11 „	
„ 48 „	198 „	12 „	
„ 48 „	210 „	12 „	
„ 48 „	217 „	7 „	

Ich habe auch das Wachsthum der einzelnen sich im Dunkeln entwickelnden Internodien von Erbsenkeimpflanzen verfolgt, und dabei zeigte sich deutlich, dass das Wachsthum derselben zunächst langsam beginnt, fortschreitend lebhafter wird, ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht, um endlich wieder langsamer zu werden.

Was die Beobachtungen von SACHS anbelangt, so theile ich zunächst die Resultate mit, zu denen er bei der Bestimmung der Zuwachse des aus der Zwiebel herauswachsenden Internodiums des Blüthenstengels von *Fritillaria imperialis* gelangte:

Tag.	Zuwachse in Millim. bei der normalen Pflanze im Licht,	Zuwachse in Millim. bei einer etiolirten Pflanze im Finstern.	Tägliche Mitteltemperatur in Grad C.
20. März.	2,0		10,6
21. „	5,3		10,5
22. „	6,1		11,4
23. „	6,8		12,2
24. „	9,3	7,5	13,4
25. „	13,4	12,5	13,9
26. „	12,2	12,5	14,6
27. „	8,5	11,5	15,0
28. „	10,6	14,2	14,3
29. „	10,3	12,6	12,4
30. „	6,3	15,9	12,0
31. „	4,7	16,6	11,2
1. April.	5,8	18,2	10,7
2. „	4,4	15,5	10,2
3. „	3,8	14,0	9,4
4. „	2,0	13,8	10,6
5. „	1,2	11,9	10,7
6. „	0,7	8,8	11,0
7. „	0,0	4,4	11,0
8. „		2,1	11,2
9. „		0,6	11,5
10. „		0,0	12,5

Die vorstehenden Angaben lassen das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode in sehr deutlicher Weise hervortreten. Der Verlauf des Längenwachsthums erleidet durch geringfügige Temperaturveränderungen keine wesentlichen Störungen; bedeutendere Temperaturschwankungen können allerdings den Verlauf des Wachsthums derartig modificiren, dass man den Verlauf der grossen Periode nicht mehr unmittelbar aus den Messungsresultaten erkennt, und aus diesem Grunde ist es immer zweckmässig, die Beobachtungen bei möglichst constanter Temperatur anzustellen. Einige Unregelmässigkeiten im Gange des Wachsthums, wie unsere Zahlenangaben solche erkennen lassen, erklären sich einfach aus der temporären Beschleunigung des Wachsthums in Folge des während der Versuche nothwendigen Begiessens der Untersuschungsobjecte.[1])

Es ist bereits oben angeführt worden, dass nicht allein ganze Pflanzenglieder oder gewisse Abschnitte derselben, z. B. ganze Internodien, das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode erkennen lassen, sondern dass dasselbe ebenso jeder noch so kleinen Querzone eines wachsenden Pflanzentheiles eigenthümlich ist.

SACHS markirte eine unterhalb der ersten Laubblätter befindliche Querzone des ersten Internodiums von *Phaseolus multiflorus* durch feine Tuschestriche. Die Querzone besass ursprünglich eine Länge von 3,5 Millim.; der Zuwachs derselben erreichte in je 24 Stunden bei einer täglich zwischen 10,2—11,0° R. schwankenden Temperatur folgende Werthe:

Am	1.	Tage:	1,2	Millim.
„	2.	„	1,5	„
„	3.	„	2,5	„
„	4.	„	5,5	„
„	5.	„	7,0	„
„	6.	„	9,0	„
„	7.	„	14,0	„
„	8.	„	10,0	„
„	9.	„	7,0	„
„	10.	„	2,0	„

Wenn aber jede Querzone eines Pflanzentheiles im Verlaufe ihrer Entwickelung eine verschiedene Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt, so müssen die einzelnen Querzonen verschiedenen Alters eines in die Länge wachsenden Organs, die nach und nach aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes (oder einer intercalaren Vegetationszone) hervorgehen, in gleichen Zeiten verschiedene Wachsthumszustände aufweisen. Markirt man die über einander liegenden Querzonen eines wachsenden Internodiums oder einer wachsenden Wurzel durch feine Tuschestriche, so zeigt sich in der That, dass die dem Vegetationspunkte nächste Zone eben zu wachsen beginnt, dass die folgenden schon viel lebhafter wachsen, eine weitere gerade das Maximum ihrer Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt, während die noch älteren Zonen bereits wieder langsam wachsen. So fand SACHS z. B. an dem ersten Internodium von *Phaseolus multiflorus*, welches in 12 Zonen von je 3,5 Millim. Länge abgetheilt worden war, in den ersten 40 Stunden folgende Zuwachse:

[1]) Weitere Angaben über die grosse Wachsthumsperiode findet man bei H. DE VRIES, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 3, pag. 627. Auch das Blattwachsthum zeigt eine grosse Periode. Vergl. PRANTL, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. I, pag. 383. Vergl. ferner: SACHS, Flora, 1873; SACHS, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg, Bd. I, pag. 413; STREHL, Untersuchungen über das Längenwachsthum der Wurzel und des hypocotylen Gliedes, Inaugural-Dissert., Leipzig, 1874; STEBLER, Untersuchungen über das Blattwachsthum, Inaugural-Dissert., Leipzig, 1876. Es ist wohl unzweifelhaft, dass auch dem durch das Cambium vermittelten Dickenwachsthum der Pflanzen eine grosse Periode eigenthümlich ist.

No. der Querzone.	Zuwachs in Millim.
1 (oben)	2,0
2	2,5
3	4,5
4	6,5
5	5,5
6	3,0
7	1,8
8	1,0
9	1,0
10	0,5
11	0,5
12	0,5

Es muss hier noch bemerkt werden, dass, wenn sich ein Internodium oder ein ganzer Stengel noch in früheren Stadien des Wachsthums befindet, die sämmtlichen Querzonen des ersteren, resp. die verschiedenen, bereits leicht sichtbaren Internodien des letzteren, wachsen.[1]) Schreitet das Wachsthum weiter fort, so hören zunächst die ältesten Regionen des Internodiums, resp. die ältesten Internodien des Stengels zu wachsen auf, dann erlischt das Wachsthum in den jüngeren und schliesslich auch in den jüngsten Pflanzentheilen.

Die vorstehende Tabelle über das Wachsthum des Internodiums von *Phaseolus* zeigt auch (und ganz Aehnliches lässt sich überhaupt beim Stengelwachsthum constatiren), dass die Region des lebhaftesten Flächenwachsthums ziemlich weit von derjenigen Region entfernt liegt, in welcher in erster Linie neue Zellen durch Theilung gebildet werden. Es ist nicht ohne Interesse, dies besonders zu betonen, da, wie zumal SACHS ermittelte, beim Wurzelwachsthum im Gegensatz zum Stengelwachsthum die Zone des stärksten Flächenwachsthums der Zellen dem Vegetationspunkte sehr nahe liegt.

Im Zusammenhange mit den hier berührten Verhältnissen steht eine andere Erscheinung, auf welche an dieser Stelle noch hingewiesen werden muss. Vergleicht man die Internodien ausgewachsener Pflanzen, wenn sich dieselben im Freien unter normalen Umständen oder im Finstern allein auf Kosten vorhandener Reservestoffe entwickelt haben, so gewahrt man häufig sehr leicht, dass die Länge der einzelnen auf einander folgenden Internodien keineswegs die nämliche ist. Ich habe Keimpflanzen von *Pisum sativum* im Dunkeln in Contact mit destillirtem Wasser zur Entwickelung gebracht und die Versuche so lange fortgesetzt, bis die Pflanzen gar nicht mehr wuchsen. Bei einer Temperatur von etwa 21° C trat dieser Zeitpunkt nach 3—4 Wochen, bei einer Temperatur von etwa 16° C. aber erst nach 4—5 Wochen ein. Die Messung der Länge der einzelnen Internodien führte in einzelnen Fällen zu folgenden Resultaten:

	Pflanze No. I.	Pflanze No. II.	Pflanze No. III.
1. Internodium (unterstes)	22 Millim.	31 Millim.	31 Millim.
2. "	34 "	35 "	40 "
3. "	85 "	90 "	105 "
4. "	102 "	70 "	110 "
5. "	117 "	57 "	75 "
6. "	109 "	45 "	
7. "	45 "		

[1]) Von der Thatsächlichkeit dieses letzteren Verhältnisses habe ich mich bei der Untersuchung des Stengelwachsthums der Keimpflanzen von *Pisum sativum* überzeugt.

Man sieht, dass die sich zuerst entwickelnden Internodien relativ kurz bleiben, dann folgen längere, ferner ein längstes, und schliesslich erreichen die jüngsten Stengeltheile wieder geringere Grösse. Alle Internodien haben zu einer bestimmten Zeit einmal die nämliche Grösse besessen. Trotzdem erreichen sie im völlig ausgewachsenen Zustande nicht die nämlichen Dimensionen, und wir können dieser Thatsache dadurch einen Ausdruck verleihen, dass wir sagen, die einzelnen auf einander folgenden Internodien einer Pflanze besitzen nicht die gleiche Wachsthumsenergie.

Es lässt sich ebenso bei der Betrachtung der verschiedenen Blätter eines Stengels sowie der Nebenwurzeln, die sich aus einer Hauptwurzel entwickeln, constatiren, dass die Wachsthumsenergie derselben, d. h. die Fähigkeit der Pflanzentheile, überhaupt eine bestimmte Grösse zu erreichen, nicht die gleiche ist. Die ersten Blätter eines Stengels sind gewöhnlich relativ klein, dann folgen grössere und schliesslich wieder kleinere. Die Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel einer Keimpflanze hervorgehen, besitzen nicht die gleiche Länge; die ältesten (zuerst entstandenen) sind kurz, es folgen viel längere, und die jüngsten sind auch im völlig ausgewachsenen Zustande wieder viel kürzer.[1])

§ 19. Die Ursachen der grossen Wachsthumsperiode. — Ich habe im Vorstehenden absichtlich ganz ausschliesslich die Erscheinungen selbst berührt, welche durch das Vorhandensein der grossen Wachsthumsperiode der Pflanzen bedingt sind. Indem wir nunmehr auf die Ursachen der Phänomene eingehen, legen wir uns die wichtige Frage vor, weshalb ganze Pflanzenglieder, einzelne Internodien oder einzelne Querzonen derselben zunächst langsam wachsen, dann schneller wachsen, ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreichen und endlich wieder ein langsameres Wachsthum zeigen.

Ein Internodium möge bei Beginn einer Untersuchung über das Längenwachsthum desselben die Länge von 1 Millim. besitzen. Im Laufe von 24 Stunden möge das Internodium um 1 Millim. gewachsen sein, also eine Länge von 2 Millim. erreicht haben. Wenn man nun findet, dass der Zuwachs des Internodiums in ferneren 24 Stunden nicht abermals 1 Millim., sondern vielleicht 4 Millim. beträgt, so könnte man geneigt sein, die Erscheinung des geringen Zuwachses während der ersten und des grösseren Zuwachses während der zweiten 24 Stunden auf das Vorhandensein einer kleineren Zellenzahl in dem ältesten und einer bedeutenderen Zellenzahl in dem jüngeren Theile des Internodiums zurückzuführen. Einer solchen Anschauung liegen aber ganz falsche Vorstellungen über die thatsächlich in wachsenden Pflanzentheilen herrschenden Verhältnisse zu Grunde, und es muss dieselbe daher zurückgewiesen werden.

Ferner kann man sagen, das Internodium von 2 Millim. Länge muss schneller wachsen als dasjenige von 1 Millim. Länge, weil die wachsende Region des ersteren überhaupt grösser als diejenige des letzteren ist. Und in der That wird durch eine derartige Betrachtung, die man ja leicht weiter ausdehnen kann, die in den auf einander folgenden Zeiten zur Geltung kommende Veränderung der Zuwachsgrösse eines Pflanzentheiles bis zu einem gewissen Grade verständlich.

Aber für die Beurtheilung des Phänomens der grossen Wachsthumsperiode ist es von entscheidender Bedeutung, sich der Thatsache zu erinnern, dass die einzelnen auf einander folgenden Partialzonen eines wachsenden Inter-

[1]) Es ist kaum zweifelhaft, dass auch den einzelnen Querzonen eines bestimmten Pflanzentheiles eine verschiedene Wachsthumsenergie zukommt.

nodiums in Folge innerer Wachsthumsursachen sehr verschiedene Wachsthumsgeschwindigkeiten erkennen lassen, so zwar, dass die jüngsten Querzonen langsam, die älteren schneller und die noch älteren wieder langsamer wachsen. Diese Erscheinung bedarf hier einer specielleren Untersuchung, da dieselbe das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode in erster Linie bedingt.[1])

Bei Gelegenheit der Untersuchung über das Wesen des Wachsthumsprocesses ist darauf hingewiesen worden, dass das Flächenwachsthum der Zellhaut in genauer Beziehung zu der Turgorausdehnung der Zellen steht. Von diesem Grundgesichtspunkte ausgehend, hat H. DE VRIES in seiner Arbeit über Zellstreckung die einzelnen Partialzonen eines wachsenden Internodiums auf ihre Wachsthumsgeschwindigkeit einerseits, sowie mit Hülfe der plasmolytischen Methode auf die Turgorausdehnung ihrer Zellen andererseits untersucht und dabei z. B. die folgenden Resultate gewonnen.[2])

Beobachtungen an einem jungen, kräftig wachsenden Blüthenstiel von *Butomus umbellatus*, welcher in Partialzonen von je 20 Millim. Länge eingetheilt worden war.

Zone.	Partialzuwachs in 12 Stunden.	Verkürzung in der Lösung in 4½ Stunden auf 20 Millim. Anfangslänge berechnet.
1 (oben)	3,1 Millim.	1,8 Millim.
2	4,0 "	1,9 "
3	4,9 "	1,8 "
4	5,6 "	2,1 "
5	5,3 "	1,8 "
6	4,2 "	1,7 "
7	3,0 "	1,8 "
8	1,7 "	— "

Nicht allein diese, sondern noch eine ganze Reihe anderweitiger Beobachtungen von H. DE VRIES lassen einen mehr oder minder deutlich ausgeprägten Parallelismus zwischen dem Wachsthum und der Turgorausdehnung der Zellen erkennen[3]), aber es fragt sich nun weiter, welche Ursachen die eigenthümliche Vertheilung der Turgorausdehnung der Zellen eines wachsenden Pflanzentheils bedingen. Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir uns daran erinnern, dass die Turgorausdehnung die Resultirende mehrerer Faktoren ist. Dieselbe hängt zumal ab von der Grösse der Turgorkraft des Zellinhaltes und der Grösse des Widerstandes der gedehnten Zellschichten. Ob die Turgorkraft der Zellen der einzelnen Partialzonen sich verschiedenartig gestaltet, wissen wir nicht genau[4]); dagegen ist es von hohem Interesse, dass die Dehnbarkeit der

[1]) Uebrigens ist auch wohl die Wachsthumsdauer sowie die Wachsthumsenergie der einzelnen Partialzonen eines Pflanzentheils für das Zustandekommen der grossen Wachsthumsperiode von Bedeutung.

[2]) Vergl. H. DE VRIES, Untersuchungen über Zellstreckung. 1877, pag. 90.

[3]) Mit diesen Angaben über die Vertheilung der Turgorausdehnung an wachsenden Pflanzentheilen im genauen Zusammenhange stehen die Resultate, zu denen KRAUS (vergl. Festschrift d. naturf. Gesellschaft zu Halle, 1879, pag. 6) bei dem Studium des Wassergehaltes der einzelnen Partialzonen wachsender Internodien gelangte. Er fand, dass der procentische Wassergehalt der jüngsten Gewebe geringer ist als derjenige älterer, und dass derselbe, wenn er in einer bestimmten Region sein Maximum erreicht hat, im noch älteren Gewebe wieder geringer wird.

[4]) Vergl. H. DE VRIES, Untersuchung über Zellstreckung, pag. 120. Einige Angaben von KRAUS (Separatabdruck aus d. Abhandlungen d. naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. 15, pag. 25)

einzelnen Partialzonen, wie ebenfalls H. de Vries (vergl. dessen citirte Abhandlung) nachgewiesen hat, erhebliche Unterschiede zeigt. Ich habe auf dies Verhältniss bereits im fünften Paragraphen hingewiesen und gezeigt, dass die jüngsten Zonen eines Internodiums im Allgemeinen weniger dehnbar als die älteren sind, dass das Maximum der Dehnbarkeit denjenigen Zonen eigenthümlich ist, deren Zellen auch am lebhaftesten wachsen, und dass die Dehnbarkeit der älteren Gewebemassen wieder geringer wird. Somit existiren Relationen zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit der Zellen, der Turgorausdehnung dieser letzteren und der Dehnbarkeit der wachsenden Gewebemassen. Nach dem Gesagten ist aber ferner klar, dass diese Relationen keine rein äusserlichen sind; vielmehr stehen die erwähnten Verhältnisse in einem causalen Zusammenhange mit einander. Eine erhöhte Dehnbarkeit der unter dem Einfluss der Turgorkraft gedehnten Zellschichten hat unmittelbar eine beträchtlichere Turgorausdehnung der Zellen zur Folge. Mit der gesteigerten Turgorausdehnung geht ein lebhafteres Flächenwachsthum der Zellhäute Hand in Hand.

Die vorstehenden Bemerkungen mögen genügen, um den Leser über den heutigen Standpunkt der Frage nach den Ursachen der grossen Wachsthumsperiode zu orientiren. Der weiteren Forschung fällt namentlich die Aufgabe zu, den Relationen zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit der Zellen, der Turgorausdehnung derselben und der Dehnbarkeit der Zellschichten specieller nachzugehen, sowie zu untersuchen, welche Momente die verschiedene Dehnbarkeit in den einzelnen Zonen wachsender Pflanzentheile bedingen.[1] Auch würde ein genaueres Studium der wechselseitigen Beziehungen zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Spannungsintensität gewiss werthvolle Resultate liefern.

Drittes Kapitel.

Die spontanen Nutationserscheinungen im Pflanzenreich.

§ 20. Allgemeines über die spontanen Nutationserscheinungen im Pflanzenreich. Es ist eine bekannte Thatsache, dass sowohl wachsende als auch ausgewachsene Pflanzentheile Bewegungserscheinungen zeigen. Die letzteren, welche uns erst später beschäftigen werden, können mit Pfeffer als Variationsbewegungen zusammengefasst werden; an dieser Stelle interessiren uns allein die Bewegungen wachsender Pflanzentheile, durch deren Stattfinden die letzteren Krümmungen erfahren. Derartige Krümmungen, die eine ungemeine Verbreitung im Pflanzenreich besitzen, werden durch ungleiches Längenwachsthum der verschiedenen Seiten eines Organes hervorgebracht und sind ganz allgemein als Nutationen zu bezeichnen. Die Nutationen werden nun aber wieder je nach Umständen als receptive oder paratonische und als spontane Nutationen unterschieden.

---

deuten darauf hin, dass die Turgorkraft lebhaft wachsender Zellen grösser als diejenige langsam wachsender Zellen ist.

[1]) Eine einmal existirende Verschiedenartigkeit der Dehnbarkeitsverhältnisse wachsender Zellhäute ist natürlich auf den weiteren Verlauf des Wachsthums derselben von wesentlichem Einfluss. Dagegen ist es wohl sicher, dass der erste Anlass zur Entstehung verschiedener Dehnbarkeitszustände der Zellhäute der einzelnen Zonen wachsender Pflanzentheile durch das Protoplasma gegeben wird.

Receptive Nutationen sind solche, welche durch den Einfluss äusserer Verhältnisse hervorgebracht werden. Wenn ein Internodium allseitig gleichmässig beleuchtet wird, so zeigt dasselbe in vielen Fällen keine Krümmungserscheinungen. Bei einseitiger Beleuchtung treten aber sofort heliotropische Krümmungen hervor, und die Ursache der sich geltend machenden Nutation ist Folge einer Lichtwirkung. Abgesehen vom Licht sind noch anderweitige äussere Momente (Schwerkraft, Druckwirkungen, Feuchtigkeitseinflüsse) im Stande, das Wachsthum derartig zu beeinflussen, dass die Pflanzentheile Nutationen erfahren, aber alle diese receptiven Nutationen lassen wir vor der Hand völlig bei Seite. Dagegen sollen die spontanen Nutationen hier untersucht werden; wir wollen die Krümmungen der Pflanzen studiren, welche ihre Entstehung nicht der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse auf den Organismus verdanken, sondern als Folgen der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen betrachtet werden müssen. Wir unterscheiden verschiedene spontane Nutationen im Pflanzenreich:

1. Die Hyponastie;
2. Die Epinastie;
3. Die undulirende Nutation;
4. Die rotirende Nutation[1]).

Es erscheint zweckmässig, in diesem Paragraphen noch einiges über die den spontanen Nutationserscheinungen zu Grunde liegenden allgemeinen Ursachen zu bemerken. Es unterliegt heute gar keinem Zweifel mehr, dass die Nutationen im Wesentlichen Folge eines Wachsthumsprocesses sind. Die eine Seite der Pflanzentheile wächst schneller als eine andere; da aber beide Seiten in organischem Zusammenhange mit einander stehen, so muss jene Seite convex, diese concav werden. Die wichtigste Frage bleibt also diejenige, nach der Ursache des stärkeren Wachsthums der einen Seite und des schwächeren Wachsthums einer anderen Seite nutirender Pflanzentheile. H. de Vries[2]) hat Pflanzentheile welche im Stande sind, in Folge der Wirksamkeit innerer Ursachen Nutationen auszuführen, kurze Zeit nach erfolgter Krümmung in den plasmolytischen Zustand versetzt. Die Krümmungen wurden fast völlig oder gänzlich rückgängig gemacht, und dies beweist, dass das Zustandekommen derselben zunächst durch eine verschiedene Vertheilung der Turgorausdehnung der Zellen auf der convex sowie concav werdenden Seite der Pflanzentheile eingeleitet wird. Wurden die Pflanzen nach Verlauf längerer Zeit der Plasmolyse unterworfen, so gelang es nicht, die Krümmungen rückgängig zu machen. Die lebhaftere Turgorausdehnung der Zellen auf der convexen Seite hatte ein lebhafteres Wachsthum dieser Zellen zur Folge gehabt; die Krümmungen waren durch Wachsthumsprocesse fixirt worden, und es konnte demnach gar nicht gelingen, dieselben durch Plasmolyse zu beseitigen.

Fragen wir endlich nach den Ursachen der lebhafteren Turgorausdehnung der Zellen der convex werdenden Seite solcher Pflanzentheile, die spontane Nutationserscheinungen zeigen, so ist noch einmal daran zu erinnern, dass dieselben nicht in äusseren Einflüssen zu suchen sind, sondern dass wir es hier mit inneren Ursachen zu thun haben.

---

[1]) Wiesner hat in verschiedenen Schriften, die noch citirt werden sollen, auch andere Nutationsformen (einfache sowie unterbrochene Nutationen) unterschieden. Es bedarf weiterer Untersuchungen zur Aufklärung der bezüglichen Erscheinungen.

[2]) Vergl. H. de Vries, Botan. Zeitung. 1879, pag. 834. Vergl. ferner H. de Vries, landwirthschl. Jahrbücher. B. 9, pag. 503.

Ob nun aber die gesteigerte Turgorausdehnung der Zellen auf der convex werdenden Seite nutirender Pflanzentheile in unserem Falle Folge einer erhöhten Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten oder Folge einer erhöhten Turgorkraft dieser Zellen ist, wissen wir vor der Hand nicht.

§ 21. Die Hyponastie und die Epinastie Für eine sehr grosse Anzahl dorsiventraler Pflanzentheile (Blätter, Staubgefässe, nicht vertical wachsende Stammgebilde) ist es charakteristisch, dass dieselben auf ihren beiden Seiten ein verschiedenes Wachsthum zeigen. Wächst die Bauchseite oder Innenseite der Organe stärker als die Rücken- oder Aussenseite, so ist dasselbe nach der von H. de Vries[1]) eingeführten Nomenclatur als epinastisch, im entgegengesetzten Falle als hyponastisch zu bezeichnen.

Für das Studium der Hyponastie und der Epinastie bieten namentlich die gewöhnlichen Laubblätter ein sehr geeignetes Untersuchungsmaterial dar; und ich will die feststehenden Resultate der bezüglichen Beobachtungen zuerst ins Auge fassen.

Untersucht man die Laubblätter im jugendlichen Zustande, so zeigt sich, dass die Aussenseite derselben stärker als die Innenseite wächst. Diese Hyponastie bedingt es auch, dass die Innenseite der Blätter den sie erzeugenden Achsengebilden concav zugekrümmt ist. Sehr schön zeigen die jungen Blätter der Farne die hier in Rede stehende Erscheinung; dieselben sind ja, wie bekannt, anfangs nach der Achse hin eingerollt[2]). Werden die Laubblätter älter, so geht ihre Hyponastie mehr und mehr verloren. Es wächst jetzt die Innen- oder Bauchseite (also die schliessliche Oberseite) am stärksten. Die Epinastie tritt immer deutlicher hervor; die Organe rollen sich auf und neigen sogar häufig nach rückwärts über. H. de Vries hat bei seinen vielfachen Versuchen über die Nutation der Blätter, die in der citirten Abhandlung dieses Forschers mitgetheilt sind, sehr häufig mit isolirten Blattmittelrippen experimentirt und meint, dass die Epinastie der älteren Pflanzentheile ihre Entstehung keineswegs äusseren Einflüssen verdanke. Das Wachsthum der Blätter kann allerdings durch äussere Momente (Licht, Schwerkraft) in bestimmter Weise modificirt werden, aber abgesehen davon sollen auch Nutationen der Blätter existiren, die durch die Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen zur Geltung kommen.[3]) Ich begnüge mich hier mit diesen wenigen Andeutungen, da ich in dem Abschnitte über die natürliche Wachsthumsrichtung der Pflanzentheile die Aufmerksamkeit des Lesers noch einmal auf die berührten Verhältnisse hinlenken werde.

Bei den Untersuchungen über das Verhalten von Seitensprossen hat H. de Vries ebenfalls gefunden, dass viele derselben epinastisch, andere hyponastisch sind. Als epinastische Seitensprosse sind zu nennen: viele Inflorescenzzweige (z. B. von *Isatis tinctoria)*, die horizontalen Zweige von *Pyrus malus*, die Ausläufer von *Fragaria elatior*, und *Potentilla reptans*. Werden diese Pflanzentheile bei Lichtabschluss horizontal in feuchten Sand gesteckt, so krümmen sich dieselben sämmtlich nach aufwärts, mag die natürliche Unterseite unten oder oben liegen. Im letzteren Falle ist die Krümmung aber stärker als im ersteren, weil der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wird. Hyponastisch wurden

[1]) Vergl. H. de Vries, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg B. 1, pag. 223.

[2]) Vergl. auch Frank, Die natürliche wagerechte Richtung v. Pflanzentheilen. Leipzig 1870, pag. 46.

[3]) Es bedarf übrigens der Begriff der Epinastie einer wissenschaftlichen Klärung (vergl. § 47 unter 1).

dagegen die horizontalen Aeste von *Ulmus campestris*, *Corylus Avellana* etc. befunden.

§ 22. Die undulirende Nutation. Wir bezeichnen allein die in einer Ebene stattfindenden und durch den Einfluss innerer Wachsthumsursachen zu Stande kommenden Nutationen der Blattgebilde sowie der nicht vertical wachsenden Stammgebilde als durch Epinastie oder Hyponastie bedingte. Aber auch viele vertical wachsende Pflanzentheile zeigen auf inneren Ursachen beruhende Nutationen in einer Ebene.

Ich habe hier vor allem die undulirende Nutation im Auge, welche sich z. B. sehr schön bei dem Studium der Wachsthumsverhältnisse der Keimpflanzen beobachten lässt[1]). Die Stammgebilde der Keimlinge dicotyler Pflanzen sind wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, unzweifelhaft multilateral, aber in der Jugend ist ihr bilateraler Charakter ein sehr ausgeprägter. Die Knospe der Keimpflanzen wird nämlich in hängender oder nickender Stellung über die Erde gebracht, eine Thatsache, die ein erhebliches biologisches Interesse beansprucht. Die Krümmung am oberen Ende des Stengels ist gewöhnlich eine sehr scharfe; sie wird nicht durch die Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft hervorgerufen, sondern ist Folge innerer Wachsthumsursachen. Später wird die Nutation durch Wachsthum ausgeglichen, aber wenn sich die Keimpflanzen *(Pisum sativum, Phaseolus,* Cruciferen) jetzt bei schwachem Licht oder besser in einem um eine horizontale Achse langsam rotirenden Recipienten entwickeln, so macht sich auf der Vorderseite der älteren Theile der Keimstengel, also auf derjenigen Seite, die anfangs concav war, ein lebhafteres Wachsthum als auf der Hinterseite geltend. Die Vorderseite wird convex, so dass die älteren und jüngeren Theile der Keimstengel nun ein S bilden. Es kommen übrigens im Pflanzenreich noch viel complicirtere undulirende Nutationen vor als diejenigen sind, welche die Keimstengel zeigen. Auch Hauptwurzeln lassen unter geeigneten Umständen deutliche Nutationserscheinungen erkennen.

§ 23. Die rotirende Nutation und das Winden der Schlingpflanzen[2]). Für viele Pflanzen, zumal dünnstenglige, ist es von grosser Bedeutung, dass ihnen das Vermögen zu klettern zukommt. Die Einrichtungen welche den Gewächsen das Klettern ermöglichen, sind mannigfaltiger Natur, und es sei zunächst darauf hingewiesen, dass manche Pflanzen sich unter Beihülfe von Wurzeln, die aus dem Stamme hervortreten, an Bäumen, Felsen oder Mauern emporzuheben vermögen. *(Hedera helix, Ficus repens).* Andere Pflanzen *(Galium aparine, Rubus australis)* erzeugen hakenartige Gebilde, welche ihnen das Klettern gestatten[3]). Die meisten Kletterpflanzen erlangen aber dadurch die Fähigkeit, sich vom Boden zu erheben, dass sie zu winden oder zu ranken im Stande sind. Es ist hier von vornherein mit Nachdruck zu betonen, dass zwischen dem Winden und dem Ranken der Pflanzen ein bedeutsamer Unterschied besteht. Das Winden der Schlingpflanzen ist als Folge einer spontanen Nutation-

[1]) Vergl. SACHS, Lehrbuch, pag. 828; WIESNER, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien 1878, Bd. 77; WIESNER, das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien 1881, pag. 154.

[2]) Literatur über das Winden der Pflanzen: MOHL, Ueber d. Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827; H. DE VRIES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 317; SACHS, Lehrbuch d. Botanik, pag. 834; DARWIN, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, 1876; SCHWENDENER, Monatsbericht der königl. Akadem. d. Wiss. zu Berlin. December 1881.

[3]) Es giebt einige Wurzel- und Hakenkletterer, welche zugleich winden oder ranken.

erscheinung, nämlich der rotirenden Nutation, aufzufassen, die dadurch zu Stande kommt, dass bald die nach Norden, bald die nach Westen, bald die nach Süden und bald die nach Osten gerichtete Seite der Pflanzentheile am lebhaftesten wächst; dagegen muss das Ranken der Pflanzen als eine durch Berührung mit festen Körpern verursachte receptive Nutationserscheinung angesehen werden.

Uebrigens ist zu bemerken, dass in sehr vielen Fällen einem und demselben Pflanzentheil die Fähigkeit zukommt, rotirende Nutationen und durch Berührung verursachte Reizbewegungen auszuführen. Viele Ranken bieten hierfür ausgezeichnete Beispiele dar, worauf ich bei der speciellen Besprechung der Nutationen dieser Pflanzentheile zurückkomme[1]).

Fassen wir nun das Phänomen des Windens der Schlingpflanzen genauer ins Auge, so ist zunächst zu bemerken, dass MOHL die ganze Erscheinung als eine durch äusseren Reiz verursachte ansah. Diese Anschauung ist aber nicht richtig; neue Untersuchungen, namentlich diejenigen von H. DE VRIES, haben mit aller Bestimmtheit gelehrt, dass die Erscheinung des Windens ihre Entstehung der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen verdankt. Die Wachsthumsverhältnisse windender Internodien werden wenig vom Licht beeinflusst, dieselben sind nur schwach positiv heliotropisch, eine Thatsache, die natürlich sehr bedeutungsvoll ist, denn ein kräftiger Heliotropismus würde dem Zustandekommen des Windens nur hinderlich sein. Viele Pflanzen (z. B. *Phaseolus multiflorus)* winden auch im etiolirten Zustande bei völligem Abschluss des Lichtes.

Die windenden Pflanzen gehören den verschiedensten Pflanzenfamilien an. Verhältnissmässig wenige Gewächse winden rechts, d. h. von rechts unten nach links oben (Hopfen, *Lonicera caprifolium)*. Die meisten winden links *(Convolvulus sepium, Aristolochia Sipho, Phaseolus* u. a.)

Wenn man die Entwickelung solcher Gewächse beobachtet, die überhaupt zu winden befähigt sind, so zeigt sich, dass die ersten Internodien, mögen sie aus den Samen oder Rhizomen etc. hervorgehen, nicht winden, sondern ohne Stütze aufrecht wachsen. Die folgenden Internodien verlängern sich bedeutend, sie hängen seitwärts über, und nun beginnt die rotirende Nutation. Ist keine Stütze vorhanden, so wird die Endknospe in Folge dessen in einem Kreise oder einer Ellipse herumgeführt. Indem die Internodien in die Länge wachsen, werden die Bahnen, welche die Spitze des nutirenden Sprosses beschreibt, immer grössere, bis die Endknospe endlich einmal gegen eine Stütze stösst, welcher sich der Spross fest andrückt. Die jenseits der Stütze hervorragende freie Spitze kann ihre rotirende Nutation noch einige Zeit fortsetzen, aber alsbald wächst dieselbe in einer Schraubenlinie empor, die nicht zu dicke Stütze umwindend. Das Phänomen des Windens, welches, wie noch zu bemerken ist, gewöhnlich von Torsionen der älteren Internodien der schlingenden Stengel begleitet wird, verdankt also der rotirenden Nutation der Pflanzentheile seine Entstehung. Wenn sich den kreisenden Sprossgipfeln der Schlingpflanzen eine Stütze in den Weg stellt, und in Folge dessen neben einer horizontalen, zugleich eine verticale Componente auf die Bewegung derselben wirkt, so müssen die Stengel in einer Schraubenlinie emporsteigen. Uebrigens würde es zur völligen Klarlegung der Mechanik des Windens sehr eingehender Darstellungen bedürfen, und ich muss den Leser, da dieselben hier nicht gegeben werden können, auf die Auseinandersetzungen in den citirten Schriften verweisen. Die jüngsten Windungen der

[1]) Es sei hier noch bemerkt, dass viele Ranken durch Hyponastie und Epinastie bedingte Nutationen erfahren.

schlingenden Stengel liegen der Stütze gewöhnlich nicht an. Sie sind weit und niedrig. Die älteren, steiler emporsteigenden und engeren Windungen liegen der Stütze dagegen dicht an. Daraus erhellt, dass die anfangs losen, weiten Windungen erst später enger und steiler werden, so dass ein nachträgliches Anschmiegen der schlingenden Stengel an die Stützen erfolgt.

Es dürfte an dieser Stelle wohl der geeignete Ort sein, verschiedene Phänomene zu besprechen, welche Ch. sowie Fr. Darwin in ihrem bekannten vor nicht langer Zeit erschienenen Buche: »The Power of Movement in Plants« behandelt haben[1]). Die leitende Grundidee des gesammten Werkes kommt in dem Bestreben zum Ausdruck, die verschiedenartigsten Bewegungsphänomene im Pflanzenreich (heliotropische, geotropische, hyponastische Bewegungen etc.) als Modificationen einer Urbewegung, nämlich der Circumnutation, aufzufassen. Ich kann hier unmöglich eine detaillirtere Darstellung der von dem Verf. gewonnenen Resultate geben, und es ist noch viel weniger geboten, dieselben einer specielleren kritischen Untersuchung zu unterziehen; ich muss mich vielmehr auf wenige Andeutungen beschränken.

Die Spitzen der verschiedensten Pflanzentheile (Wurzeln, Stengel etc.) beschreiben nach Darwin continuirlich kreisende oder einer Schraubenlinie folgende Bewegungen, welche gewöhnlich erst unter Anwendung besonderer Untersuchungsmethoden sichtbar gemacht werden können. Die Circumnutation verdankt ihre Entstehung nach Darwin der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen; zwischen der Circumnutation einerseits und der rotirenden Nutation andererseits bestehen daher wohl nur quantitative Unterschiede.

Gehen wir auf einige Beobachtungen Darwin's specieller ein, so erscheint es zweckmässig, zunächst auf die Angabe des englischen Forschers über die Circumnutation der Wurzeln hinzuweisen. Zum Versuch dienten z. B. Keimpflanzen von *Aesculus* und *Vicia*. Die Wurzeln wuchsen auf Glasplatten hin, welche in einem Winkel von 70—80° gegen den Horizont geneigt und mit einer Russschicht überzogen waren. Es ergab sich, dass die wachsenden Wurzeln den Russ nicht, entsprechend ihrer Hauptwachsthumsrichtung, in gerader Richtung, sondern in schwachen Windungen abwischten. Zuweilen wischten die Wurzeln den Russ auch in Unterbrechungen ab; sie hoben sich zeitweilig von der Glasplatte ab, um nach kurzer Zeit wieder mit dem Russ in Berührung zu gerathen. Diese Beobachtungsresultate führten Darwin zu dem Schluss, dass den Wurzelspitzen das Vermögen zukomme, in schraubenförmiger Bewegung nach abwärts zu wachsen, d. h. zu circumnutiren.

Wiesner[2]) hat die Versuche Darwin's zunächst in genau derselben Weise, wie der zuletzt genannte Forscher dieselben anstellte, wiederholt und dabei auch die nämlichen Resultate gewonnen. Wenn die Glasplatten aber nicht mit Russ, sondern mit einer sehr dünnen Schicht sogen. Bärlappsamens gleichmässig bestäubt wurden, so zeigte sich, dass die Wurzeln gerade wuchsen und völlig gerade und ununterbrochene Spuren in dem feinen Bestäubungsmittel hervorriefen. Weitere Beobachtungen über die von wachsenden Wurzeln eingehaltene Richtung, die von Wiesner unter Zuhülfenahme des Mikroskops angestellt wurden, ergaben ebenfalls, dass die Organe häufig durch lange Strecken völlig gerade weiter wachsen. Zuweilen zur Geltung kommende kleine Abweichungen von

[1]) Die deutsche Uebersetzung dieses Werkes ist bereits erschienen. Vergl. auch Fr. Darwin, Botan. Zeitung. 1881, No. 30.

[2]) Vergl. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien, 1881. pag. 165 etc.

dieser geraden Bahn fasst WIESNER nicht als Folge von Circumnutationen auf. Vielmehr sollen dieselben durch das Zuzammenwirken anderweitiger spontaner Nutationen sowie geotropischer Krümmungen zu Stande kommen. WIESNER hat nicht allein das Wachsthum der Wurzeln, sondern ebenso dasjenige von Stengeln sowie Blättern verfolgt und kommt schliesslich zu folgenden Endergebnissen:

Nach DARWIN's Ansicht bewegen sich alle wachsenden Pflanzentheile, namentlich deren Enden, continuirlich, wobei sie schraubige oder unregelmässige im Raum hin und her gehende Bahnen beschreiben. Dieser Circumnutation kommt aber keine allgemeine Verbreitung zu, denn viele Pflanzentheile wachsen vollkommen gradlinig weiter. DARWIN sieht die Circumnutation als eine einstweilen nicht erklärbare Urbewegung pflanzlicher Organismen an, deren Ursachen also an sich mit den letzten Ursachen des Wachsthums im genauesten Zusammenhange stehen müssen. Eine derartige Auffassung ist schon mit dem Gesagten nicht vereinbar, und überdies muss betont werden, dass die Abweichungen, welche die Spitzen wachsender Pflanzen von der normalen, geraden Wachsthumsrichtung unter Umständen thatsächlich erkennen lassen, bis zu einem gewissen Grade sogar auf ihre Ursachen zurückgeführt werden können. Diese Abweichungen werden bedingt: 1. Durch nicht völlig regelmässigen Bau der Organe und nicht absolut gleiche Wachsthumsfähigkeit der Zellen, wodurch in ihrer Richtung unregelmässige Bewegungen der Pflanzentheile zu Stande kommen; 2. durch das Zusammenwirken gewisser spontaner sowie paratonischer Nutationen; 3. durch rotirende Nutation, welche allerdings bei einigen nicht schlingenden Organen, z. B. dem epicotylen Gliede von *Phaseolus multiflorus*, schon angedeutet ist. Zwischen der rotirenden Nutation nicht schlingender und schlingender Pflanzen besteht also nur ein quantitativer Unterschied, weshalb es als nicht gerechtfertigt erscheint, die Nutationen der ersteren als Circumnutationen zu bezeichnen.

Dritter Abschnitt.

Die nothwendigen Wachsthumsbedingungen und der Einfluss äusserer Verhältnisse auf das Wachsthum.

Erstes Kapitel.

Die nothwendigen Wachsthumsbedingungen.

§ 24. Die Nährstoffe und das Wachsthum. Im ersten Paragraphen dieser Schrift ist bereits auf die allgemeinen Beziehungen zwischen dem Ernährungs- und Wachsthumsprocesse der Pflanzen hingewiesen worden. Es hat sich ergeben, dass Ernährung und Wachsthum allerdings grundverschiedene Vorgänge sind, dass dieselben aber dennoch in genauer Beziehung zu einander stehen, und an dieser Stelle ist es unsere Aufgabe, den thatsächlich vorhandenen Relationen etwas genauer nachzugehen.

Zunächst ist zu betonen, dass das Zustandekommen eines ausgiebigen Wachsthums nicht allein die Gegenwart hinreichender Mengen organischer Substanzen voraussetzt, sondern ebenso an das Vorhandensein ganz bestimmter Mineralstoffe und Mineralstoffquantitäten gebunden erscheint. Diese Substanzen haben ja im vegetabilischen Organismus ganz bestimmte physiologische Functionen zu erfüllen, und wenn diese letzteren auch keineswegs sämmtlich in unmittelbarer Beziehung

zu dem Wachsthumsprocesse stehen, so ist dennoch eine gewisse Relation zwischen ihnen und dem Wachsthum unzweifelhaft vorhanden. Sehr deutlich lässt sich dies z. B. erkennen, wenn man einen Blick auf die Function des Eisens im Pflanzenkörper wirft. Werden Keimpflanzen mit Hülfe der Methode der Wasserkultur bei Ausschluss von Eisensalzen in der Nährstofflösung zur Entwickelung gebracht, so zeigen die Untersuchungsobjecte nur so lange eine normale Ausbildung, wie dies der im Organismus selbst vorhandene Vorrath an Eisensalzen zulässt. Sind die Eisensalze verbraucht, so geht die Pflanze in einen krankhaften, in den icterischen und chlorotischen Zustand über. Die normale Ausbildung des Chlorophyllapparates in den jugendlichen Stengel- und Blattgebilden unterbleibt, der Assimilationsprocess erfährt in Folge dessen bedeutende Störungen, und dadurch wird das Wachsthum des Organismus zum Mindesten ganz erheblich beschränkt. Ebenso wächst eine Pflanze, selbst unter sonst durchaus normalen Vegetationsbedingungen, nur sehr kümmerlich, wenn derselben keine genügenden Mengen von Kalium oder anderer unentbehrlicher Nährstoffe zur Disposition stehen.

Was ferner die Beziehungen zwischen dem Wachsthum einerseits und dem Vorhandensein organischer Stoffe andererseits anbelangt, so lässt sich eine Fülle von Thatsachen zur Beleuchtung dieser Relation anführen. Die Pilze gedeihen nur, wenn ihnen unter anderem organische Körper zur Verfügung stehen. Ebenso verhalten sich chlorophyllfreie phanerogame Gewächse. Im Dunkeln steht das Wachsthum der Glieder des Embryo der Keimpflanzen sowie der Stengel- und Blattgebilde, die sich z. B. aus den Knospen der Knollen entwickeln, in genauester Beziehung zu dem Vorrath an organischen Stoffen in den Reservestoffbehältern. Wenn eine Keimpflanze im Finstern, eine andere derselben Species aber im Licht cultivirt wird, so wächst die letztere selbst dann längere Zeit als die erstere fort, wenn ihr nicht die Gelegenheit geboten wird, Mineralstoffe von aussen aufzunehmen. Ich liess Keimpflanzen von *Pisum sativum* unter sonst gleichen äusseren Umständen theils am Licht, theils im Finstern in Contact mit destillirtem Wasser vegetiren. Die Dunkelpflanzen stellten ihr Wachsthum nach 4—5 Wochen völlig ein, die Lichtpflanzen hörten aber erst nach 6—7 Wochen zu wachsen auf. Sachs[1]) hat unter Benutzung junger Pflanzen von *Tropaeolum majus* den Nachweis geliefert, dass Pflanzen, die normalen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind, im Ganzen weit lebhafter als schlecht beleuchtete Gewächse wachsen, und alle diese Phänomene sind leicht verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass das Licht für die Production organischer, für die Zwecke des Wachsthums verwerthbarer Substanzen die höchste Bedeutung besitzt.

Handelt es sich darum, die Beziehungen zwischen dem vorhandenen Vorrath an plastischen Stoffen einerseits und der Energie des Wachsthums andererseits specieller festzustellen, so bieten sich uns die keimenden Samen als vorzügliches Beobachtungsmaterial dar. Werden einmal grosse Samenindividuen, ferner kleine Samen derselben Pflanzenspecies unter den nämlichen äusseren Umständen zum Keimen gebracht, so entwickelt sich der Embryo der ersteren weit kräftiger als derjenige der letzteren. Zwar findet diese Erscheinung ihre theilweise Erklärung schon in den absolut grösseren Dimensionsverhältnissen der Embryonen der grösseren Samen; in erster Linie ist sie aber auf den bedeutenderen Reservestoffvorrath zurückzuführen, der den aus grossen Samen hervorgehenden Keimpflanzen

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie d. Pflanzen. pag. 21.

zur Disposition steht[1]). Die Beobachtungen von SACHS, VAN TIEGHEM, BLOCISZEWSKI, MAREK, F. sowie G. HABERLANDT, welche ich in meiner Keimungsphysiologie specieller beleuchtet habe, zeigen überdies, dass Keimpflanzen, welche künstlich eines Theils ihrer Reservestoffe (z. B. durch Verletzung der Cotyledonen) beraubt worden sind, weit weniger lebhaft als unversehrte Keimpflanzen wachsen.

Die Resultate direkter Beobachtungen lehren also, dass die von vornherein geltend zu machende Behauptung, wonach die Wachsthumsintensität einer Pflanze mindestens bis zu einem gewissen Grade abhängig von der Quantität der disponiblen plastischen Stoffe ist, als eine durchaus berechtigte aufgefasst werden muss. Die Ausgleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten, welche im neunten Paragraphen als das zweite wesentliche Wachsthumsmoment bezeichnet wurde, kann in der That nur dann in ausgiebiger Weise erfolgen, wenn es nicht an hinreichenden Mengen solcher Substanzen in den Zellen fehlt, welche für den Zweck des Wachsthums verwerthbar sind.

Schliesslich ist hier noch daran zu erinnern, dass die plastischen Stoffe in den Zellen, z. B. Amylum, Inulin, Fette etc., nicht direkt für die Zwecke des Wachsthums verwerthet werden, sondern dass sie zunächst mannigfaltigen chemischen Metamorphosen unterliegen, bis endlich gewisse Atomgruppen der stickstofffreien Dissociationsprodukte der Lebenseinheiten des Plasma in Zellstoff übergehen. Alle diejenigen Umstände, welche die chemischen Metamorphosen der plastischen Stoffe beeinflussen, sind somit selbstverständlich auch von indirektem Einfluss auf den Wachsthumsprocess, und wenn wir z. B. sehen, dass die Amylumkörner, bevor die Substanz derselben tiefgreifende Veränderungen erfährt, die zur Bildung unmittelbar für die Zwecke des Wachsthums verwerthbarer Stoffe führen, zunächst unter Vermittelung der Diastase aufgelöst werden, so ist es klar, dass schon diejenigen Bedingungen, welche von Einfluss auf den Verlauf dieses letzteren Processes sind, zugleich eine gewisse indirekte Bedeutung für das Wachsthum gewinnen können[2]).

§ 25. Der Athmungsprocess und das Wachsthum. Wir können heute den Satz mit voller Bestimmtheit aussprechen, dass allein athmende Pflanzenzellen zu wachsen im Stande sind[3]). Es muss aber von vornherein nachdrücklich betont werden, dass die Pflanzenathmung einen sehr verschiedenartigen Charakter tragen kann, und für uns ist hier einerseits die normale, andererseits die innere Athmung der Zellen von Interesse[4]). Alle höheren Pflanzen sowie sehr viele Kryptogamen vermögen nur dann zu wachsen, wenn sie normale Athmung unterhalten, wenn ihnen also eine reichlichere Menge atmosphärischen Sauerstoffs zur Disposition steht. Werden diese Gewächse dagegen dem Einfluss des freien Sauerstoffs entzogen, so hört das Wachsthum ihrer Zellen völlig auf. Man hat sich häufig, zumal unter Benutzung keimfähiger Samen, von der Thatsächlichkeit der hier berührten Verhältnisse überzeugt, und ich habe noch vor kurzer Zeit bezügliche Beobachtungen angestellt[5]). Es wurden die Samen höherer Pflanzen bei völligem Ausschluss der atmosphärischen Luft nach dem Anquellen in eine

---

1) Vergl. Specielleres in meiner vergleichenden Physiologie d. Keimungsprocesses d. Samen. Jena 1880. pag. 541.

2) Vergl. meine bezüglichen Darstellungen i. d. landwirthschl. Jahrbüchern. B. 10. pag. 764.

3) In der Fassung: »Alle athmenden Pflanzenzellen sind im Stande zu wachsen« würde dieser Satz falsch sein.

4) Vergl. DETMER, System d. Pflanzenphysiologie. 1. Theil. § 52.

5) Vergl. DETMER, Landwirthschl. Jahrbücher. B. 11. H. 2.

Atmosphäre von Wasserstoff, Kohlensäure oder Stickstoffoxydulgas gebracht. Die Embryonen entwickelten sich nicht, auch nicht, was ein besonderes physiologisches Interesse beansprucht, wenn das Untersuchungsmaterial sich mit dem zuletzt erwähnten Gase in Contact befand. Wurden die Samen nach Verlauf längerer Zeit bei Zutritt des freien Sauerstoffs normalen Keimungsbedingungen ausgesetzt so trat die Evolution der Embryonen alsbald ein. Die Wurzel- sowie Stengeltheile in lebhaftem Wachsthum begriffener Keimpflanzen stellten ihr Wachsthum, wie ich ferner fand, sofort ein, wenn sie in eine Atmosphäre der oben genannten Gase gelangten. Die Zellen der höheren Gewächse sterben, wenn sie dem Einfluss des freien Sauerstoffs entzogen werden, keineswegs sogleich ab. Sie unterhalten sogar noch recht lange eine lebhafte innere Athmung, und ihr Wachsthum kann durch erneute Zufuhr atmosphärischer Luft wieder hervorgerufen werden.

Sehr merkwürdig sind die Beziehungen zwischen der Athmung und dem Wachsthum der Zellen der Pilze. Ich habe im 60. Paragraphen des ersten Theiles dieses Systems der Pflanzenphysiologie bereits auf die bezüglichen Verhältnisse hingewiesen, und kann mich hier somit kurz fassen[1]). Viele Pilze, z. B. die Basidiomyceten, können nur bei Zutritt des freien Sauerstoffs wachsen, sie verhalten sich den höheren Gewächsen in gewisser Beziehung also vollkommen gleich. *Mucor mucedo* sowie *M. stolonifer* wachsen ebenso nur in Contact mit freiem Sauerstoff. *Mucor racemosus* und zumal *Sacharomyces cerevisiae* sind im Stande, sowohl bei Sauerstoffzutritt als auch bei völligem Sauerstoffabschluss zu wachsen. Aehnlich verhalten sich viele Spaltpilze, ja einer derselben *(Clostridium butyricum)*, der die Buttersäuregährung hervorzurufen vermag, scheint allein bei Sauerstoffabschluss gedeihen zu können. Es ist nun aber wohl zu beachten dass diejenigen Organismen, welche überhaupt bei Abwesenheit des freien Sauerstoffes zu wachsen vermögen, dies nur dann thatsächlich thun, wenn sie, in Contact mit geeigneten Nährstoffen, lebhafte innere Athmung und energische zersetzende Thätigkeit (zumal Gährthätigkeit) unterhalten können[2]).

Diese Abhängigkeit des Wachsthums der Pilze von ihrer zersetzenden Thätigkeit ist durchaus verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass für das Leben eines jeden Organismus Betriebskräfte zur Disposition stehen müssen. Wenn die Zellen dem Einfluss des freien Sauerstoffes ausgesetzt sind, so werden diese Betriebskräfte durch den Dissociationsprocess, dem die lebendigen Eiweissmoleküle oder Lebenseinheiten des Plasma unterliegen, sowie durch die in Folge normaler Athmung zur Geltung kommenden Oxydationsprocesse ausgelöst. Bei Sauerstoffabschluss kommen aber für den in Rede stehenden Zweck allein die Dissociationsvorgänge (Zersetzung der Lebenseinheiten und weitere Zersetzung der stickstofffreien Dissociationsprodukte) in Betracht. Die actuelle Energie, welche durch normale oder innere Athmung in der Pflanze gewonnen wird, besitzt nach dem, was bereits in § 8 gesagt worden, keine unmittelbare, direkte Bedeutung für den Wachsthumsprocess an sich, dagegen ist dieselbe für den Fortgang des Lebens der Zellen (und somit auch indirekt für das Wachsthum) von äusserster Wichtigkeit, und kann bei dem Zustandekommen jener das Wachsthum als solches bedingenden Vorgänge nicht entbehrt werden. Es müssen ja zur Unter

---

[1]) Die wichtigste Literatur ist auch schon am angegebenen Orte zusammengestellt.

[2]) Vergl. auch NÄGELI, Theorie d. Gährung. pag. 70 und PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. 1. pag. 380.

haltung des Lebens fortdauernd neue lebendige Eiweissmoleküle gebildet werden; die dazu erforderlichen Kräfte beschafft eben die Athmung[1]).

Wenn wir sehen, dass ohne Athmung (normale oder innere Athmung) kein Wachsthum möglich ist, so findet diese wichtige Thatsache schon ihre theilweise Erklärung in dem Gesagten. Aber es muss vor allen Dingen noch hinzugefügt werden, dass nur durch die Athmungsprocesse sowie durch die mit denselben im genauesten Zusammenhange stehenden Dissociationsvorgänge gewisser Zellenbestandtheile die für das Wachsthum bedeutungsvollen Stoffe gewonnen werden können.

Ich erinnere hier zunächst an die für das Zustandekommen des Turgors unentbehrlichen Substanzen, unter denen die Pflanzensäuren die wichtigste Rolle spielen. Diese letzteren Körper entstehen theils durch Dissociations- theils durch Oxydationsprocesse. Die Spannkraft zwischen Wassertheilchen und den Molekülen der zu osmotischen Wirkungen befähigten Substanzen kann unter geeigneten Umständen in lebendige Kraft übergehen. Dies ist bei dem Zustandekommen des Turgors der Fall, und so werden erst die für das Wachsthum unmittelbar bedeutungsvollen Betriebskräfte gewonnen.

Ferner darf nicht übersehen werden, dass durch Dissociations- sowie Athmungsprocesse diejenigen Körper entstehen, welche beim Wachsthum der Zellhäute das Material zur Zellstoffbildung liefern. Im Organismus höherer Pflanzen scheinen diese Körper nur bei Sauerstoffzutritt gebildet werden zu können[2]); manche Pilze vermögen dieselben auch bei Sauerstoffabschluss zu erzeugen.

§ 26. Der Wassergehalt der Pflanzen und das Wachsthum. — Dass der Wassergehalt der Pflanzen von Einfluss auf das Wachsthum derselben ist, lassen bereits alltägliche Erfahrungen vermuthen. Auf dürrem Boden entwickelt sich die Vegetation weit weniger üppig, als an einem Standorte, an welchem es nicht an ausreichender Feuchtigkeitsmenge mangelt. Wir sehen das Wachsthum der Gewächse sistirt, wir sehen dieselben in den welken Zustand übergehen und schliesslich absterben, wenn ihnen unzureichende Wassermengen zur Disposition stehen. Ausgetrocknete Pflanzentheile wachsen nicht; die Zellen derselben brauchen übrigens in Folge des Wasserverlustes nicht abzusterben, sondern sie können in einen Ruhezustand übergegangen sein, in welchem sie ihre Lebensfähigkeit lange bewahren.

Das Wachsthum der Zellenbestandtheile und Zellen kann allein zu Stande kommen, wenn dieselben reichliche Mengen von Imbibitionswasser enthalten, und wenn die Zellen mehr oder minder lebhaft turgesciren. Daraus ergiebt sich sofort, dass der Wachsthumsprocess in Beziehung zu allen jenen Momenten stehen muss, durch welche der Wassergehalt der Gewächse regulirt wird.

Man hat auch specielle Versuche angestellt, um zu zeigen, dass der Wassergehalt der Zellen auf das Wachsthum derselben einen bestimmenden Einfluss ausübt. So wurde z. B. von H. DE VRIES[3]) das Wachsthum von Wurzeln, die sich mit Salzlösungen in Contact befanden, untersucht. Die Salzlösungen entziehen den Pflanzenzellen mehr oder minder grosse Wassermengen; concentrirtere Salzlösungen deprimiren die Turgorausdehnung der Zellen natürlich in höherem

[1]) Vergl. DETMER, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. B. 12. pag. 264.

[2]) Ob übrigens alle Wachsthumsprocesse in den Zellen höherer Pflanzen bei Mangel des freien Sauerstoffs stille stehen, ist fraglich. Es ist z. B. möglich, dass die Amylumkörner auch bei Sauerstoffabschluss zu wachsen vermögen.

[3]) Vergl. H. DE VRIES, Untersuchungen über Zellstreckung. pag. 56.

Maasse als verdünntere Lösungen und verlangsamen das Wachsthum daher auch in erheblicherem Grade als die letzteren. Die Verlängerung der Hauptwurzeln von Maiskeimpflanzen betrug z. B. in 24 Stunden:

in einer Salpeterlösung von	Zuwachs in Millim.
0,5 %	22,0
1,0 „	16,5
1,5 „	11,5
2,0 „	7,0[1]).

Im Anschluss an das hier Gesagte ist auf die interessante Thatsache hinzuweisen, dass manche Pflanzentheile, wenn sie sich in der Nähe feuchter Gegenstände entwickeln, und die Vertheilung der Feuchtigkeit auf den verschiedenen Seiten der Organe nicht die nämliche ist, Wachsthumskrümmungen erfahren, welche man als hydrotropische Krümmungen bezeichnen kann. WORTMANN[2]) brachte in die Nähe wachsender Fruchtträger von *Phycomyces nitens* eine mit Wasser völlig durchtränkte Pappscheibe, und es zeigte sich, dass sich dieselben von dieser letzteren wegkrümmten. Diejenige Seite der Fruchtträger, welche der Pappscheibe zugekehrt war, sich also mit einer wasserreicheren Luft als die übrigen Seiten in Contact befand, wuchs am schnellsten und wurde convex. Wenn WORTMANN keine feuchte, sondern eine trockene Pappscheibe in Anwendung brachte, so wuchsen die Fruchtträger gerade nach aufwärts, woraus ersichtlich ist, dass die erwähnten Wachsthumskrümmungen keineswegs durch die Masse der Pappscheibe hervorgerufen waren. Es musste dem genannten Experimentator um so mehr daran liegen, den Beweis dafür beizubringen, dass nicht die Masse sondern der Feuchtigkeitsgehalt der Pappscheibe die Krümmungen veranlasste, als VAN TIEGHEM kürzlich den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Wachsthumsrichtung der Mucorineen leugnete und gewisse Wachsthumskrümmungen derselben als Folge von Massenwirkungen deutete (Somatotropismus).

Mit dem negativ hydrotropischen Verhalten der Fruchtträger von *Phycomyces nitens* nahe verwandt sind gewisse Erscheinungen, welche z. B. von SACHS[3]) bei dem Studium des Wurzelwachsthums beobachtet wurden, und die man wohl als Folge eines positiven Hydrotropismus auffassen darf. Wird ein schief aufgehängter Zinkrahmen unten mit weitmaschigem Tüll überspannt, und der Apparat dann mit feuchten Sägespänen angefüllt, in denen Samen zur Keimung gebracht werden, so zeigt sich, dass die Keimwurzeln innerhalb der Sägespäne zunächst nach abwärts wachsen. Treten die Wurzelspitzen nun aber durch die Tüllmaschen in die feuchte Luft unter dem Apparat über, so wenden sich dieselben, auch wenn sie das feuchte Substrat zunächst nicht berühren, auf dem kürzesten Wege der feuchten Unterfläche der beschriebenen Vorrichtung zu, wobei der Geotropismus der Wurzeln offenbar überwunden wird. SACHS hat gezeigt, dass die Krümmungen der Wurzeln nicht in Folge von Temperaturdifferenzen auf den verschiedenen Seiten der Pflanzentheile zu Stande kommen. Vielmehr verdanken die erwähnten Krümmungen dem Vorhandensein von Feuchtigkeitsunterschieden auf der Ober- und Unterseite der Wurzeln ihre Entstehung; sie können daher

---

[1]) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse auch SORAUER, Botan. Zeitung. 1873 pag. 145.

[2]) Vergl. WORTMANN, Botan. Zeitung. 1881. pag. 368.

[3]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 208.

nur dann zur Geltung kommen, wenn thatsächlich solche Feuchtigkeitsdifferenzen auf den beiden Seiten der Organe bestehen.

§ 27. Der Einfluss der Temperatur auf das Wachsthum. — a) Allgemeines. Die verschiedensten physischen Processe, und somit auch der Wachsthumsvorgang sowie alle diejenigen Vorgänge, welche, wie z. B. die heliotropischen und geotropischen Bewegungen der Pflanzen erst durch das Wachsthum hervorgebracht werden, können nur innerhalb bestimmter Grenzwerthe der Temperatur zur Geltung kommen. Sinkt die Temperatur zu tief, so hört das Wachsthum völlig auf; steigt sie zu sehr, so ist dasselbe der Fall. Ganz besonders wichtig ist nun aber, dass das Wachsthum nicht fortdauernd lebhafter wird, wenn die Temperatur von dem unteren Grenzwerthe, dem Temperaturminimum für das Wachsthum, allmählich bis zum oberen Grenzwerthe, dem Temperaturmaximum für das Wachsthum, steigt. Vielmehr haben sehr zahlreiche Beobachtungen zu dem Resultate geführt, dass das Wachsthum allerdings zunächst mit steigender Temperatur lebhafter wird, dann aber bei einer bestimmten Temperatur, dem Temperaturoptimum für das Wachsthum, ein Maximum seiner Geschwindigkeit erreicht, um mit noch weiter steigender Temperatur wieder langsamer zu verlaufen. Es ist ferner beachtenswerth, dass das Temperaturminimum, das Temperaturoptimum sowie das Temperaturmaximum für das Wachsthum gleichnamiger Theile verschiedener Pflanzen, ja sogar für das Wachsthum verschiedener Theile ein und desselben Pflanzenindividuums durchaus nicht immer durch die nämlichen Wärmegrade ausgedrückt werden kann. Auch ist daran zu erinnern, dass Temperaturen, die das Wachsthum nicht mehr zulassen, keineswegs das Zustandekommen anderer physiologischer Processe in demselben Organismus unmöglich zu machen brauchen, denn das Temperaturmaximum für den Wachsthumsprocess fällt nicht mit derjenigen Temperatur zusammen, durch welche lebensthätige Pflanzenzellen getödtet werden.

Wenn wir durch Beobachtung erfahren, dass nicht zu weit getriebene Steigerung der Temperatur das Wachsthum der verschiedensten Pflanzentheile begünstigt, so ist diese Thatsache unter Berücksichtigung des Umstandes verständlich, dass höhere Temperaturen die Processe der Dehnung der mit Plasma ausgekleideten Zellhaut durch den Turgor und der Ausgleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten beschleunigend beeinflusst. Bei höherer Temperatur werden zweifelsohne in der Zeiteinheit bedeutendere Mengen osmotisch wirksamer Stoffe in den Zellen als bei niederen Wärmegraden gebildet. Die osmotischen Processe, welche die Turgorausdehnung der Zellen bedingen, verlaufen überdies bei höherer Temperatur weit schneller als bei niederer, und die Erzeugung des für die Zwecke des Wachsthums unmittelbar verwerthbaren Materials geht bei gesteigerter Temperatur schneller vor sich als bei niederer. Alle diese Momente wirken zusammen, um das Phänomen des Steigens der Wachsthumsgeschwindigkeit bei steigender, und des Sinkens derselben bei sinkender Temperatur hervorzurufen. Uebrigens besteht, selbst bei Temperaturen, die zwischem dem Temperaturminimum und dem Temperaturoptimum für das Wachsthum liegen, kein genauer Parallelismus zwischen der Höhe der Temperatur einerseits und der Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanzentheile andererseits.

Wird das Temperaturoptimum für das Wachsthum eines Phanzentheiles überschritten, so sinkt die Wachsthumsintensität desselben bedeutend. Die zu sehr gesteigerte Temperatur ruft Störungen in der normalen Lebensthätigkeit der Zellen hervor, welche sich äusserlich in einer Verlangsamung des Wachsthums

ausprägen. Bei Ueberschreitung des Temperaturmaximums für das Wachsthum nach oben und ebenso des Temperaturminimums für das Wachsthum nach unten erlischt der Wachsthumsprocess vollkommen.

b) Die Temperaturminima und Maxima für den Wachsthumsprocess.[1]) Es wird angegeben, dass manche Alpenpflanzen unter einer Schneedecke zu wachsen und zu blühen vermögen, wobei übrigens zu berücksichtigen ist, dass den Gewächsen durch Leitung sowie Strahlung Wärme von aussen zugeführt werden kann, und dass die im Organismus selbst erzeugte Wärme (Eigenwärme) den Temperaturzustand derselben beeinflusst. Manche Pflanzen sind unzweifelhaft bei Temperaturen zu wachsen im Stande, die wenige Grade über dem Gefrierpunkte des Wassers liegen; ob aber bei 0°, bei welcher Temperatur die Säfte der Zellen allerdings noch nicht zu gefrieren brauchen, thatsächlich Wachsthum stattfinden kann, ist wenigstens für höhere Pflanzen noch nicht sicher dargethan. Dagegen geht aus einigen Angaben FALKENBERG's (vergl. dessen in diesem Handbuche erschienene Schrift über die Algen, pag. 175) hervor, dass einige marine Algen, welche bei Spitzbergen vorkommen, bei einer mittleren Temperatur des Wassers von — 1° C. zu wachsen und zu fructificiren vermögen. Ueberhaupt ist meiner Meinung nach bei der Beurtheilung der Temperaturminima für die physiologischen Processe der Pflanzen, mehr, als dies seither geschehen, Rücksicht auf die Temperaturen zu nehmen, bei denen alles Wasser der Säfte der Zellen zu Eis erstarrt. Diese Temperatur kann aber beträchtlich unter 0° C. liegen. Unglaublich klingt die Angabe EHRENBERG's, dass einige Algen in Wasser von 81—85° C. zu wachsen vermögen.

Sehr häufig ist die niedrigste sowie die höchste Temperatur bestimmt worden, bei welcher Samen zu keimen vermögen, bei der also das Längenwachsthum der Glieder des Embryo stattfinden kann. Bei der Ausführung bezüglicher Untersuchungen müssen die Samen den Keimungsbedingungen bei verschiedenen, aber in jedem einzelnen Versuche constant gehaltenen Temperaturen ausgesetzt werden. Man sucht dies unter Benutzung von Thermostaten, die man häufig noch mit Thermoregulatoren versieht, zu erreichen, aber es liegt auf der Hand, dass sich der Ausführung derartiger Untersuchungen erhebliche experimentelle Schwierigkeiten in den Weg stellen, weshalb wenigstens manche der gewonnenen Resultate mit grosser Vorsicht aufzunehmen sind.

Es ist auch hier wieder SACHS gewesen, der mit scharfem Blick das zu lösende Problem erkannte und die ersten genaueren Beobachtungen über die Temperaturminima und Maxima für den Keimungsprocess der Samen anstellte. In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse einiger Untersuchungen von SACHS und anderer Forscher über das Temperaturminimum sowie Maximum für den Keimungsprocess verschiedener Samen mitgetheilt. Zugleich füge ich die Angaben über das Temperaturoptimum für den Keimungsprocess bei:

---

[1]) Mit Bezug auf die reichhaltige Literatur über den hier in Rede stehenden Gegenstand ist namentlich auf folgende Schriften hinzuweisen: SACHS, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 2. pag. 338; SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 54. SACHS, Lehrbuch d. Botanik. pag. 802. DETMER, Keimungsphysiologie. pag. 421; KÖPPEN, Wärme und Pflanzenwachsthum, Moskau 1870; ULOTH, Flora. 1871 u. 1875; KERNER, Botanische Zeitung. 1873. pag. 437; TIETZ, Ueber die Keimung einiger Coniferen und Laubhölzer. Inaugural-Dissertation; FR. HABERLANDT, Versuchsstationen. Bd. 17. pag. 104 und wissenschaftl.-prakt. Untersuchungen auf d. Gebiete des Pflanzenbaues. Bd. 1. pag. 109.

	Temperatur-minima in °C.	optima in °C.	maxima in °C.
Pinus sylvestris	7—8	27	34
Triticum vulgare	5	28,7	42,5
Zea Mays	9,5	33,7	46,2
Alnus glutinosa	7—8	24	36
Lepidium sativum	1,8	21	28
Linum usitatissimum	1,8	21	28
Phaseolus multiflorus	9,5	33,7	46,2
Gleditschia	9	28	36
Cucurbita Pepo	13,7	33,7	46,2

Wird eine bestimmte Samenspecies Temperaturen ausgesetzt, die unter dem Temperaturminimum für den Keimungsprocess dieser Samenart liegen, so erfolgt die Keimung nicht. Unter dem Einfluss desjenigen Temperaturgrades, den man als Temperaturoptimum bezeichnet, findet die Keimung am schnellsten statt, d. h. die Geschwindigkeit, mit welcher das Wachsthum der Zellen des Embryo erfolgt, ist die grösste. Bei Temperaturen oberhalb des Temperaturmaximums kann keine Keimung mehr zu Stande kommen. Die vorstehenden Zahlen lassen ferner noch Folgendes erkennen:

1. Die Temperaturminima, Optima und Maxima für den Keimungsprocess verschiedener Samenspecies werden keineswegs immer durch die nämlichen Temperaturgrade zum Ausdruck gebracht.

2. Liegt das Minimum der Keimungstemperatur hoch, so liegen ebenso das Optimum und Maximum der Keimungstemperatur relativ hoch; einem niedriger liegenden Minimum entspricht auch ein niedriger liegendes Optimum und Maximum.

3. Die Differenz zwischen dem Minimum und dem Optimum der Keimungstemperatur (in °C. ausgedrückt) ist stets beträchtlicher als diejenige zwischen dem Optimum und dem Maximum.

Bei dem Studium der Abhängigkeit des Keimungsprocesses von der Temperatur ist es mit besonderen Schwierigkeiten verbunden, die Temperaturminima genau zu bestimmen. Einige Beobachter (Uloth, Kerner, Haberlandt), die bei der Ausführung ihrer Untersuchungen ein ganz besonderes Gewicht auf die Feststellung der niedrigsten Temperatur legten, bei der die Keimung überhaupt noch möglich ist, haben nun gefunden, dass dieselbe im Allgemeinen viel tiefer liegt, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt. Danach keimen die Samen vieler Alpenpflanzen, aber auch diejenigen des Roggen, der Wicke, der Erbse, des Rothklees, wohl sicher noch bei Temperaturen, die zwischen 0 und 2° C. liegen.

c) Die Abhängigkeit des Wachsthumsprocesses von verschiedenen Temperaturen innerhalb der Grenzwerthe. Der hier zu behandelnde Gegenstand hat bereits das lebhafte Interesse verschiedener älterer Pflanzenphysiologen erregt. Man suchte zumal nach einer mathematischen Formel, um die Beziehungen zwischen den herrschenden Temperaturverhältnissen einerseits, sowie dem Wachsthum andererseits zum Ausdruck zu bringen, und man kam z. B. zu dem Schluss, dass die Vegetationsdauer einer Pflanzenspecies der herrschenden mittleren Temperatur umgekehrt proportional sei (Boussingault), oder die Vegetationsdauer sei dem Quadrat der mittleren Temperatur umgekehrt proportional (Quetelet)[1].

[1]) Vergl. de Candolle, Pflanzenphysiologie, deutsch v. Röper. Bd. 1. pag. 432; Boussingault, Die Landwirthschaft in ihrer Beziehung zur Physik, Chemie und Meteorologie,

Diese Temperaturformeln, welche überdies gar nicht die Beziehung zwischen der Temperatur und dem Wachsthum an sich, sondern die Relation zwischen ersterer und der auf dem Zusammenwirken der mannigfaltigsten Lebensprocesse beruhenden Gesammtentwicklung der Pflanzen zum Ausdruck bringen, besitzen für die Wachsthumsphysiologie kaum eine Bedeutung. Für unsere Zwecke ist es zunächst allein von Wichtigkeit, genaue Daten über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf das Wachsthum der Zellen zu erlangen, und auch hier hat zumal wieder SACHS[1]) auf diejenigen Wege hingewiesen, auf denen man zu tieferer Erkenntniss gelangen kann.

Dieser Weg besteht aber darin, dass man die Wachsthumsgeschwindigkeit von Pflanzentheilen bei verschiedenen, in den einzelnen Versuchen aber möglichst constant erhaltenen Temperaturen studirt, und SACHS kam z. B. bei der Untersuchung des Wachsthums der Keimwurzel von *Zea Mays* zu folgenden Resultaten.

Zeit in Stunden.	Temperatur in ° C.	Erreichte Wurzellängen in Millim.
48	42,3	5,9
48	38,3	25,2
48	34,0	55,0
48	33,3	39,0
48	26,3	24,5
2·48	17,1	2,5

Bei der Prüfung der Abhängigkeit des Wachsthums der Plumula von *Zea* von der Temperatur erhielt SACHS die folgenden Ergebnisse:

Zeit in Stunden.	Temperatur in ° C.	Erreichte Länge der Plumula in Millim.
48	42,3	4,6
48	38,3	9,1
48	34,0	13,0
48	33,3	11,0
48	26,3	5,6
2·48	17,1	4,6

In meiner Keimungsphysiologie habe ich die Resultate der Untersuchungen von SACHS sowie anderer Forscher einer eingehenden Disscusion unterzogen. Hier sei nur auf das Hauptergebniss der vorliegenden exacten Beobachtungen hingewiesen, dass nämlich zunächst mit steigender Temperatur die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils bedeutender wird. Temperaturen, welche aber höher als das Temperaturoptimum für den Wachsthumsprocess eines Pflanzentheils liegen, wirken nicht beschleunigend, sondern im Gegentheil verlangsamend auf die Entwicklung desselben ein[2]).

d) Die Jahresperiode des Wachsthums. Der Umstand, dass der Wachsthumsprocess der Pflanzen nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zur Geltung kommen kann, lässt von vornherein ein helles Licht auf die Thatsache

deutsch von GRAEGER. Bd. 2. pag. 436; SACHS, PRINGSHEIMS Jahrbücher. Bd. 2. pag. 370 DETMER, Keimungsphysiologie. pag. 441. In den beiden zuletzt citirten Schriften wird die Frage nach der Bedeutung der Temperaturformeln kritisch beleuchtet.

[1]) Vergl. SACHS, PRINGSHEIMS Jahrbücher. Bd. 2 und Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 164.

[2]) Die Frage nach dem Einfluss von Temperaturschwankungen auf das Wachsthum will ich hier nicht specieller erörtern. Ich verweise die Leser nur auf die bezüglichen Untersuchungen von KÖPPEN (Wärme und Pflanzenwachsthum, 1870), sowie von PEDERSEN (Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 563).

der im gemässigten sowie kalten Klima zur Zeit des Winters leicht zu beobachtenden Ruheperiode der verschiedenartigsten Gewächse fallen[1]). Aber es ist von vornherein mit Nachdruck zu betonen, dass die niedere Temperatur des Winters, wenngleich dieselbe in ganz wesentlicher Weise unmittelbar an dem Zustandekommen der Ruheperiode betheiligt ist, dennoch in vielen Fällen nicht als der allein massgebende Factor bezeichnet werden darf. Zwar können sich viele Pflanzen, die in unsern Breiten heimisch sind (z. B. *Bellis perennis, Stellaria media, Veronica Buxbaumii, Lamium purpureum* etc. etc.) zu jeder Jahreszeit, also auch im Winter, wenn es die Temperaturverhältnisse nur gestatten, entwickeln und zur Blüthe gelangen, aber andere Gewächse lassen ein durchaus abweichendes Verhalten erkennen.

Manche unserer Holzpflanzen (Eichen, Obstbäume) zeigen nämlich in besonders ausgeprägter Weise die Eigenthümlichkeit, dass die für die nächste Vegetationsperiode bestimmten Knospen im Herbst selbst in einem warmen Raume nicht oder nur sehr schwer zur Entfaltung gebracht werden können, und die Evolution der Knospen solcher Gewächse beginnt nicht allein bei uns, sondern ebenso in wärmeren Gegenden (Madeira, Nizza) erst relativ spät im Frühjahr.

Dass die Entwicklung der Knospen unserer Bäume und ebenso z. B. das Austreiben von Knollen sowie Zwiebeln bis zu einem bestimmten Grade abhängig von der Temperatur ist, unterliegt gar keinem Zweifel. Man bedenke nur, dass die Entwicklung der Vegetation im Frühjahr keineswegs in jedem Jahr genau zur nämlichen Zeit erfolgt, sondern bei wärmerer Witterung früher als bei kälterer stattfindet[2]). Andererseits lassen aber die bereits angeführten Thatsachen deutlich erkennen, dass die Temperaturverhältnisse den Zeitpunkt des Beginns der neuen Jahresperiode der Vegetation keineswegs allein bestimmen, sondern dass dabei noch innere Wachsthumsursachen mitwirken. Wir dürfen diese innern Ursachen unzweifelhaft als wesentlich durch den jährlich in gleichsinniger Weise wiederkehrenden Temperaturgang hervorgerufen betrachten, und danach würden also bei dem Zustandekommen der Jahresperiode der Vegetation neben den unmittelbar wirksamen Temperaturverhältnissen gewisser durch den jährlich wiederkehrenden Temperaturwechsel verursachte Nachwirkungen eine sehr erhebliche Rolle spielen. In der That lässt sich mit einer solchen Anschauung die Thatsache durchaus in Einklang bringen, dass sich die Jahresperiode mancher Pflanzen im wärmeren Klima auf die Dauer nicht erhält. So z. B. sind die Reben in Venezuela und die Kirsche auf Ceylon zu immergrünen Pflanzen geworden; die Jahresperiode, welche diese Gewächse in unseren Breiten zeigen, ist verschwunden.[3])

[1]) Auch manche tropische Pflanzen zeigen eine Ruheperiode in ihrer Heimath, und hier tritt dieselbe in der trockenen Jahreszeit hervor.

[2]) So sah ich während des gegenwärtigen milden Winters (1881 auf 82) die Laubknospen von *Lonicera tartarica* im Freien am 12. Januar zur Enfaltung kommen.

[3]) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse ASKENASY, Botan. Zeitung, 1877. pag. 824 sowie PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. 2. pag. 106. Der letzte Forscher hat auch die einschlägige Literatur zusammengestellt.

Zweites Kapitel.

Die Beeinflussung des Wachsthums durch Druck und Dehnung.

§ 28. Allgemeines und Betrachtung einzelner Fälle. Nach den im 9. Paragraphen entwickelten Anschauungen ist es von vornherein sicher, dass Druckkräfte, welche von innen her auf die wachsenden Zellhäute einwirken, das Wachsthum derselben begünstigen müssen. Wenn die Turgorkraft der Zellen durch irgend welche Momente eine Steigerung erfährt, und die passiv gespannten Zellschichten in Folge dessen eine lebhaftere Dehnung erfahren, so müssen sich die Zwischenräume zwischen den Micellen dieser Schichten um etwas erweitern, und das Zustandekommen der Intussusceptionsprocesse beim Wachsthum wird dadurch erleichert. Ueberhaupt können alle diejenigen Momente, welche eine Dehnung der gespannten Zellschichten herbeiführen (mögen die dehnenden Ursachen vom Innern der Zelle aus oder von aussen auf die gespannten Zellschichten einwirken), einen beschleunigenden Einfluss auf das Wachsthum ausüben, während eine Compression der gespannten Zellschichten im Gegentheil Verlangsamung des Wachsthums zur Folge haben wird.

Die wachsenden Zellen stehen ganz allgemein in der normal vegetirenden Pflanze durch das Vorhandensein der Gewebespannung unter dem Einfluss dehnender Kräfte sowie gewisser Druckwirkungen. Ebenso können die Zellen aber auch durch Kräfte, die ihren Ursprung nicht in den Pflanzen selbst, sondern ausserhalb derselben haben, gedehnt oder comprimirt werden. Die Modificationen, welche das Wachsthum in Folge dieser verschiedenen Momente erleidet, sind zum Theil noch wenig bekannt, aber auf jeden Fall äusserst mannigfaltiger Natur, und es sollen zunächst einige specielle Fälle angeführt werden, welche uns wenigstens im Allgemeinen über den Einfluss des Druckes sowie der Dehnung auf das Wachsthum der Zellen orientiren. Es ist übrigens zu beachten, dass die nächste Wirkung des Druckes oder der Dehnung sich nicht allein auf die gespannte Cellulosemembran der Zellen zu beschränken braucht; vielmehr können jene Kräfte zugleich das Protoplasma afficiren, gewisse Veränderungen in demselben hervorrufen und auch dadurch einen modificirenden Einfluss auf das Wachsthum ausüben.

Ueberdies ist von vornherein zu betonen, dass Druck sowie Dehnung keineswegs in allen Fällen dieselbe Wirkung auf die Pflanzentheile ausüben. Oft beeinflussen sie das Wachsthum in direkter Weise; unter anderen Umständen werden durch äussere Anstösse allein gewisse Spannkräfte in den Zellen ausgelöst. Auf ein derartiges Verhältniss ist z. B. wohl die auf Reizwirkung zur Geltung kommende Bewegung der Ranken und anderer Pflanzentheile zurückzuführen, denn die bedeutende Arbeitsleistung bei dieser Bewegung steht in keinem Verhältniss zu der Grösse des Reizes selbst.

1. Es ist bekannt, dass die Epidermiszellen langer Internodien sowie langer Blätter vorwiegend in longitudinaler Richtung wachsen, während breite Blätter polygonal gestaltete Epidermiszellen besitzen. Diese Verhältnisse darf man wohl auf die in Folge von Gewebespannung zu Stande kommende hauptsächlich longitudinale Zerrung der Zellen im ersteren, und auf die allseitig in der Blattfläche zur Geltung kommende Zerrung der Zellen im zweiten Falle zurückführen[1]).

[1]) Vergl. über das Gesagte SACHS, Lehrbuch, 4. Aufl. pag. 781. Ueber Zugwachsthum vergl. auch WIESNER, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. pag. 135. Ferner vergl. die werthvollen Darstellungen DETLEFSEN's, in Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 1[illegible]

2. Sehr merkwürdig ist der Einfluss, den Druckkräfte, zum Theil schon sehr schwache, auf die Ranken ausüben. Wenn eine bestimmte Seite der Ranken mit fremden Körpern in Berührung gelangt, so wird das Flächenwachsthum der Zellen eben dieser Seite bedeutend verlangsamt oder gar sistirt, während die Zellen der Gegenseite eine Wachsthumsbeschleunigung erfahren. Ich komme weiter unten auf die Wachsthumsverhältnisse der Ranken eingehender zurück; hier sei nur noch bemerkt, dass die Haupt- und Nebenwurzeln der Keimpflanzen (z. B. von *Zea* und *Pisum)*, wenn eine Seite derselben mit einem festen Körper in Berührung gelangt, in Folge ungleichseitigen Wachsthums ganz ähnlich wie die Ranken Krümmungserscheinungen zeigen.

3. Einen sehr bedeutsamen Einfluss üben die Druckverhältnisse auf das Dickenwachsthum der Pflanzen aus. H. DE VRIES[1]) hat über diesen Gegenstand eingehende Untersuchungen angestellt und zwar beobachtete er einerseits das normale Dickenwachsthum verschiedener Holzpflanzen, andererseits bestimmte er die Einwirkung gesteigerten oder verminderten Druckes auf das Dickenwachsthum. Eine Erhöhung des Druckes, dem das Cambium sowie das Holz schon unter normalen Umständen ausgesetzt sind, wurde in sehr einfacher Weise durch Ligaturen von Bindfaden herbeigeführt; dagegen konnte eine Herabsetzung des Rindendruckes leicht durch Längsschnitte in die Rinde bewerkstelligt werden. Die Versuche ergaben, dass die mittlere Dicke des Jahresringes unter der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung ober- oder unterhalb der Versuchsstelle. Der Einfluss der Verminderung des Rindendruckes prägte sich deutlich darin aus, dass die zu den Untersuchungen benutzten Zweige an den Versuchsstellen beträchtlich stärker als an anderen Stellen in die Dicke gewachsen waren[2]).

4. Es ist bekannt, dass sich das Frühlingsholz und das Herbstholz, welches die Pflanzen zu erzeugen vermögen, ganz wesentlich hinsichtlich ihrer Ausbildung von einander unterscheiden. Im Allgemeinen lässt sich dieser Unterschied wie folgt charakterisiren: a) der radiale Durchmesser der Holzzellen des Herbstholzes ist ein geringerer als derjenige der Zellen des Frühlingsholzes; b) Im Herbstholz sind weniger und engere Gefässe als im Frühlingsholz vorhanden. Die extremen Formen der Frühlings- und Herbstholzbildungen sind in den Pflanzen durch Uebergangsformen mit einander verbunden. Da nun, wie in dem Abschnitt über die Gewebespannung gezeigt worden ist, die Intensität der Querspannung zur Zeit des ersten Erwachens der Vegetation relativ bedeutend ist, dann mit Beginn der Blattentwickelung (also zur Zeit der Frühlingsholzbildung) in Folge lebhafterer Transpiration der Gewächse bedeutend sinkt, um schliesslich mit fortschreitendem Dickenwachsthum der Pflanzentheile wieder zuzunehmen, so liegt die Annahme einer Beziehung zwischen der Aenderung der Spannungszustände in den Pflanzen einerseits, und der verschiedenartigen Ausbildung des Holzes in den auf einander folgenden Zeiten einer Vegetationsperiode andererseits, sehr nahe. H. DE VRIES[3]) ist es gelungen, solche Beziehungen in der That

[1]) Vergl. H. DE VRIES, Flora, 1872. No. 16.

[2]) DETLEFSEN hat auch die Erscheinung des excentrischen Dickenwachsthums der Stämme, Aeste, Zweige und Wurzeln mit Erfolg mit der Vertheilung der Spannungsverhältnisse in den Pflanzentheilen in Zusammenhang gebracht. (Wissensch. Beigabe zum Michaelis-Programm der grossen Stadtschule zu Wismar, 1881).

[3]) Vergl. H. DE VRIES, Flora, 1872. No. 16 und Flora, 1875. No. 7.

auf experimentellem Wege festzustellen, indem er Cambium sowie Holz seiner Versuchsobjecte in der bereits unter 3 angegebenen Weise künstlich gesteigertem oder vermindertem Druck aussetzte. H. DE VRIES fasst die Hauptresultate seiner Beobachtungen wie folgt zusammen (Flora, 1875):

a) Die Zahl der Zelltheilungen im Cambium hängt von dem auf das Cambium einwirkenden radialen Druck ab; je grösser dieser Druck, desto geringer wird die Zahl der Zelltheilungen in jeder radialen Reihe in der nämlichen Zeit und unter sonst gleichen Umständen sein.

b) Das Wachsthum (Streckung) der Elementarorgane des Holzes in radialer und tangentialer Richtung hängt von dem Druck ab, unter dem es stattfindet; je grösser dieser Druck, desto geringer ist diese Streckung.

c) Das Verhältniss zwischen der Zahl der Gefässe und der der Holzfasern in einer Holzschicht hängt von dem Druck ab, unter dem diese Holzschicht entstanden ist; je grösser dieser Druck, desto geringer ist die relative Zahl der Gefässe.

d) Die Thatsache, dass der radiale Durchmesser der Holzfasern und die Anzahl und die Weite der Gefässe in jedem Jahrring des Holzes von innen nach aussen abnehmen, wird durch die stetige Steigerung des Rindendruckes während des Dickenwachsthums in genügender Weise erklärt[1]).

5. Dass die Aufhebung des Druckes, dem eine Zelle ausgesetzt ist, das Wachsthum derselben steigern kann, ergiebt sich auch sehr schön bei der Betrachtung der Thyllenbildung. Die Thyllen entstehen da, wo eine wachsthumsfähige Holzparenchymzelle die Tüpfel eines benachbarten Gefässes begrenzt. Das über einem Tüpfel liegende Hautstück der Parenchymzelle wird durch den in dieser letzteren selbst herrschenden hydrostatischen Druck in die Tüpfelöffnung hineingedrückt, und die Zelle dehnt sich schliesslich durch Wachsthum in den hohlen Raum des Gefässes bedeutend aus.

6. Werden querdurchschnittene Holzzweige in feuchtem Sand oder feuchter Luft gehalten, so quillt das Cambium häufig in Form eines Wulstes über die Schnittfläche hervor. Der sich bildende Callus entsteht durch Wachsthum unversehrter Cambiumzellen sowie benachbarter Rindenzellen, und es fragt sich, welche Momente es sind, die hier ein so lebhaftes Wachsthum der die Wundfläche begrenzenden Gewebe veranlassen. Es ist zunächst klar, dass der Druck, dem die zur Callusbildung befähigten Zellen unter normalen Verhältnissen ausgesetzt waren, in Folge des erwähnten Durchschneidens der Pflanzenorgane eine Verminderung erfährt. Diese Druckverminderung wird nach allem, was wir bereits angeführt haben, schon an sich eine Beschleunigung des Wachsthums jener die Schnittfläche begrenzenden Zellen herbeiführen können, ja es ist sogar denkbar, dass Zellen, die bereits aufgehört haben zu wachsen, durch Verminderung des auf ihnen lastenden Druckes wieder zu wachsen beginnen. Es dürfte aber dennoch zu untersuchen sein, ob nicht in Folge von Verwundungen der Pflanzentheile abgesehen von der Druckverminderung, noch anderweitige Momente in Wirksamkeit gesetzt werden, die beschleunigend auf das Wachsthum der die Wundstelle begrenzenden Gewebe einwirken. Scheint es doch sicher zu sein, dass gewisse Reize, die ja auch in Folge von Verwundungen auf die Zellen ausgeübt werden, unter bestimmten Umständen als Ursache der Hypertrophie der Gewebe aufgefasst

[1]) Hier sei auch auf gewisse sehr interessante Angaben von H. DE VRIES über Wundholz hingewiesen. Flora, 1876, vergl. zumal pag. 134.

werden müssen, und zwar habe ich hier vor allem jene Reize im Auge, die zur Entstehung der so überaus mannigfaltigen Formen der Pflanzengallen Veranlassung geben.

7. Die unter 6 geltend gemachten Gesichtspunkte sind auch zu beachten, wenn es sich darum handelt, die merkwürdige von DARWIN[1]) constatirte Thatsache zu erklären, weshalb Wurzeln, deren Spitze in bestimmter Weise mit festen Körpern in Berührung gebracht wird, sich von diesen letzteren fortkrümmen. DARWIN hat z. B. unter Berücksichtigung verschiedener Vorsichtsmaassregeln an die conischen Spitzen der Würzelchen von *Vicia Faba* sowie anderer Pflanzen kleine Stücke von Carton mit einer sehr dicken, rasch festwerdenden Schellacklösung festgeklebt. Die Würzelchen wurden stets durch eine Krümmung in eine Richtung gebracht, welche der Seite, an welcher der Carton klebte, geradezu entgegengesetzt war. Der Reiz, den die Wurzelspitze durch blosse Berührung mit dem Carton erfährt, soll sich bis in die Region der Wurzel, welche das lebhafteste Wachsthum zeigt, fortpflanzen und so zur Entstehung der Krümmung Veranlassung geben.

WIESNER[2]) hat die Beobachtungen DARWINS wiederholt und zwar zunächst in der Art, dass er kleine Holzstückchen oder Sandkörnchen ohne Anwendung eines Klebemittels seitlich an die Wurzelspitzen andrückte. Krümmungen traten nicht ein, und daraus erhellt, dass DARWINS Anschauung, nach welcher unversehrte Wurzeln, welche an ihrer Spitze einseitiger Berührung ausgesetzt werden, in Folge eines von der Spitze aus weiter nach rückwärts auf die lebhaft wachsenden Zellen fortgepflanzten Reizes Krümmungen erfahren, nicht richtig sein kann. WIESNER fand auch bei der Wiederholung der Versuche DARWINS mit den Cartonstückchen, dass die Zellen der Wurzelspitzen, welche mit dem Schellack in Contact gebracht worden waren, abstarben, aber er beobachtete in der That bei diesen Versuchen das Zustandekommen von Krümmungen. Dieselben sind zweifellos Folge der Verletzung der Wurzelspitze; sie verdanken ihre Entstehung also wesentlich anderen Momenten wie diejenigen sind, welche DARWIN zur Deutung der von ihm constatirten Erscheinungen herangezogen hatte. In Folge der Verletzung werden die noch unversehrten Zellen auf derjenigen Seite der Wurzel, welche verletzt worden ist, zu gesteigertem Wachsthum angeregt. Die näheren Ursachen dieser Wachsthumsbeschleunigung sind uns vor der Hand nicht genauer bekannt, aber es ist klar, dass ihre Wirksamkeit ein Wegwenden der Wurzel von derjenigen Seite, auf welcher die Verletzung erfolgte, bedingen muss, und diese Thatsache ist von grossem biologischem Interesse.

8. Sehr merkwürdig ist, dass Druckwirkungen, im Gegensatz zu den bisher berührten Fällen, häufig das Wachsthum gewisser Zellen, die ohne das nicht wachsen würden, überhaupt erst anregen. Hierher gehört wohl die Erscheinung der Entstehung einer grösseren Anzahl von Wurzelhaaren an Wurzeln, die sich in Contact mit den festen Bodenpartikelchen entwickeln, als an den in Berührung mit einer Nährstofflösung zur Ausbildung gelangenden Organen. PFEFFER[3]) fand, dass, während die Brutknospen von *Marchantia* normalerweise nur auf der nach abwärts gerichteten Seite Wurzelhaare erzeugen, auch gewisse Oberflächenzellen der Ober-

---

[1]) Vergl. DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881. Deutsche Uebersetzung. pag. 109.

[2]) Vergl. WIESNER, Bewegungsvermögen etc., pag. 139.

[3]) Vregl. PFEFFER, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. B. 1. pag. 77.

seite der Brutknospen zu Wurzelhaaren auswachsen, wenn dieselben mit feuchten festen Körpern in Contact gerathen. Die Haustorien von *Cuscuta* sowie die Haftscheiben der Ranken von *Ampelopsis* entstehen ferner nur dann, wenn die betreffenden Gewebeoberflächen in dauernde Berührung mit einem festen Körper gelangen.[1])

Die Ranken von *Ampelopsis* sind negativ heliotropisch. Sie wenden sich daher vom Licht ab und können leicht mit Stützen, Mauern etc. in Berührung kommen. Geschieht dies, so treten verschiedene merkwürdige Erscheinungen hervor, von denen uns hier aber nur das Phänomen der Haftscheibenbildung interessirt. Diese Haftscheiben bestehen aus einer Anzahl roth gefärbter Zellen und bilden sich in Folge der Berührung der Ranken mit festen Körpern. Vermöge der Haftscheiben vermag sich der wilde Wein selbst an senkrecht stehenden Mauern zu befestigen. Es scheint, dass die Zellen der Haftscheiben eine harzartige Kittsubstanz auszuscheiden vermögen, durch welche das Zustandekommen der Befestigung der Ranken an fremden Körpern noch erleichtert wird.

9. Es ist bekannt, dass viele Pflanzen sowohl dann zu normaler Entwickelung gebracht werden können, wenn sich ihre Wurzeln in einem Bodenmaterial ausbilden, als auch in dem Falle, dass die Wurzeln sich in Contact mit einer Nährstofflösung befinden. Der Habitus der »Bodenwurzeln« einerseits und derjenigen der »Wasserwurzeln« andererseits ist aber ein wesentlich verschiedener. Jene erzeugen mehr Wurzelhaare als diese und verästeln sich weit stärker als die Wasserwurzeln. Sollen die »Bodenwurzeln« ihre normale Ausbildung erfahren, so ist es übrigens erforderlich, dass sich dieselben nicht in einem mit Wasser übersättigten Material entwickeln. Man hat vielfach versucht, die Ursachen festzustellen, welche es bedingen, dass sich die Wurzeln in Berührung mit einem Boden einer- und mit einer Nährstofflösung andererseits so verschiedenartig ausbilden, aber es lässt sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen wohl nur behaupten, dass hier eine ganze Reihe von Faktoren (Luftzutritt zu den Wurzeln, Zustand der Pflanzennahrungsmittel, Druckverhältnisse etc.) in Betracht kommen. Dass Druckverhältnisse die Entwickelung der Wurzelhaare beeinflussen, ist bereits unter 8. angegeben worden. Ob das soeben erwähnte Moment noch anderweitige hier in Betracht kommende Wirkungen ausübt, muss durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.[2])

§ 29. Die Bewegungen der Ranken.[3]) — Als Ranken sind alle dünnen, schmalen oder fadenförmigen Pflanzentheile zu bezeichnen, welche zur Zeit ihres Längenwachsthums in Berührung mit festen Körpern (Stützen) Krümmungen erfahren. Die Ranken umschlingen die berührte Stütze und befestigen auf diese Weise den Pflanzenkörper.

Die Physiologie lehrt, dass sehr häufig Organe von sehr verschiedenem mor-

---

[1]) Vergl. DARWIN, Die Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen, 1876, pag. 111, vergl. PFEFFER, l. c. pag. 96.

[2]) Literatur: SACHS; Handbuch d. Experimentalphysiologie, pag. 177; NOBBE, Versuchsstationen, Bd. 4 und Bd. 10; WAGNER, Journal f. Landwirthschaft, 1870, pag. 103; DETMER, Versuchsstationen, Bd. 15; PERSEKE, Inaugural-Dissert., Leipzig 1877; PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, pag. 83.

[3]) Literatur: H. v. MOHL, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827; DARWIN, Die Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen. 1876; SACHS, Lehrbuch d. Botanik, pag. 837; H. DE VRIES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 302.

phologischem Werth dennoch vom physiologischen Standpunkte aus als gleichwerthig betrachtet werden müssen. Hierfür bieten die Ranken ausgezeichnete Beispiele dar. Bei vielen Pflanzen, z. B. bei *Vitis, Ampelopsis, Passiflora* und wahrscheinlich auch bei Cucurbitaceen, sind die Ranken als metamorphosirte Zweige aufzufassen. Bei *Clematis* und *Tropaeolum* vermag der Blattstiel als Ranke zu fungiren. Bei *Fumaria officinalis* ist das ganze feinzertheilte Blatt für Berührung empfindlich. Bei *Pisum* verwandelt sich der ganze vordere Theil des gefiederten Blattes in eine verzweigte Ranke.

Zunächst ist es natürlich von grösster Wichtigkeit, dass die Ranken mit Stützen, welche sie zu umschlingen vermögen, in Berührung gelangen. Es verdient daher Beachtung, dass jene die Ranken tragenden Sprosse sowie die Ranken selbst, wenn sie bereits eine erhebliche Länge erreicht haben und noch gerade gestreckt sind, rotirende Nutationen machen. Die typisch entwickelten Ranken (Ranken von Cucurbitaceen sowie *Passiflora* etc.), welche wir hier besonders im Auge haben, sind zur Zeit der rotirenden Nutation im lebhaften Längenwachsthum begriffen und für Berührungen empfindlich. Jede Berührung auf der reizbaren Seite ruft eine concave Einkrümmung zunächst der berührten Stelle hervor, und die Krümmung verbreitet sich dann nach oben und unten weiter. Die Ranke legt sich um die Stütze, es kommen dadurch immer neue reizbare Stellen der noch lebhaft wachsenden Ranke mit der letzteren in Berührung, so dass sich das freie Ende des Organs in mehr oder minder zahlreichen Windungen um die Stütze schlingt. Derjenige Theil der Ranke, welcher zwischen der Basis derselben und ihrem Befestigungspunkte liegt, kann sich natürlich nicht wie das freie Ende der Ranke um die Stütze schlingen. Aber der von der Stütze ausgeübte und sich nach unten fortpflanzende Reiz ist dennoch nicht ohne Einfluss auf das fernere Verhalten des zwischen der Basis der Ranke und ihrem Befestigungspunkte befindlichen Rankentheils. Derselbe rollt sich nämlich unter dem Einflusse des Reizes korkzieherförmig ein, wobei, wie noch zu bemerken ist, aus rein mechanischen Ursachen sogen. Wendepunkte auftreten.

Wenn die in rotirender Nutation begriffenen Ranken keine Stütze finden, so ist das Verhalten der Organe ein wesentlich anderes wie dasjenige solcher Ranken, die eine Stütze erfasst haben. Sind die nicht befestigten Ranken ausgewachsen, und haben sie ihre Reizbarkeit verloren, so erscheinen dieselben in vielen Fällen noch gerade gestreckt; sie verkümmern aber alsbald und fallen ab (*Vitis, Ampelopsis*). Bei anderen Pflanzen (Cucurbitaceen, Passifloren) rollen sich die nicht befestigten Ranken vor dem völligen Erlöschen ihres Längenwachsthums korkzieherförmig ein und verholzen oder vertrocknen in diesem Zustande.

Diese letztere Erscheinung ist derjenigen sehr ähnlich, welche wir oben für solche Ranken, die eine Stütze ergriffen haben, angaben. Befestigte Ranken zeigen die korkzieherförmige Einrollung aber immer; die nicht befestigten Ranken vieler Pflanzen bleiben aber gerade oder rollen sich spiralig ein, und daraus erhellt, dass wir es im ersten Falle (bei den befestigten Ranken) mit einer paratonischen, im letzteren (bei den nicht befestigten Organen) mit einer spontanen Nutationserscheinung zu thun haben. Die korkzieherförmige Einrollung einer befestigten Ranke erfolgt auch sehr bald (in ½—1 Tag), nachdem die Ranke eine Stütze ergriffen hat und noch lebhaftes Längenwachsthum zeigt, während bei den nicht befestigten Ranken der nämlichen Pflanze die in Rede stehende Einrollung, wenn sie überhaupt zu Stande kommt, erst mit dem Erlöschen des Längenwachsthums der Ranken erfolgt. Befestigte Ranken haben

überdies eine längere Dauer als nicht befestigte derselben Pflanze, und alle diese Thatsachen lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass die Berührung der Ranken mit festen Körpern nicht allein von Einfluss auf das Verhalten der unmittelbar berührten Rankenpartie ist, sondern dass die Reizwirkung sich überhaupt auf das Verhalten der ganzen Ranke erstreckt.

Wird eine Ranke nur vorübergehend berührt, so streckt sich dieselbe später wieder gerade. Andauernde Berührung der Ranke, wie sie stattfindet, wenn das Organ eine Stütze erfasst hat, verursacht bleibende Krümmung. Der Druck, dem die Ranken ausgesetzt werden müssen, um sich zu krümmen, und die Zeit, die verstreicht, bis die Krümmung erfolgt, ist für die Organe verschiedener Pflanzenspecies verschieden. Die sehr empfindlichen Ranken von *Passiflora* krümmen sich unter dem Druck eines Milligramms schon in 25 Secunden. Andere Ranken, zumal diejenigen von *Ampelopsis*, besitzen einen weit geringeren Grad von Reizbarkeit.

Endlich sei noch bemerkt, dass die meisten Ranken nur dann Berührungskrümmungen erfahren, wenn ihre Unterseite gereizt wird. Andere Ranken sind an allen Seiten reizbar.

Mit Bezug auf die Mechanik der Rankenbewegung ist zunächst zu betonen, dass bei dem Zustandekommen derselben das Wachsthum eine wichtige Rolle spielt. H. DE VRIES[1]) fand, dass sich allerdings solche Ranken, die eben begonnen hatten, sich unter dem Einfluss eines Reizes zu krümmen, wenn sie der Plasmolyse unterzogen wurden, wieder völlig gerade streckten, dass dagegen stark gekrümmte Ranken durch Plasmolyse nicht wieder gerade gestreckt werden konnten. Im letzteren Falle muss also die durch Turgescenzänderungen der Zellen der Ranken eingeleitete Krümmung derselben durch Wachsthumsprocesse fixirt worden sein.

Das Wachsthum der Zellen auf den verschiedenen Seiten der gereizten Ranken ist nun kein gleichartiges. In vielen Fällen erfährt das Wachsthum der Zellen auf der für Berührung empfindlichen, concav werdenden Seite der Organe eine absolute Verlangsamung, während die Zellen der convex werdenden Seite eine absolute Zunahme der Wachsthumsgeschwindigkeit erkennen lassen. Dies geht z. B. aus den folgenden Angaben von H. DE VRIES (vergl. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1) deutlich hervor.

Ranken von	Zuwachs auf 1 Millim. der Innenseite der Windungen	Zuwachs auf 1 Millim. der Aussenseite der Windungen	Mittlerer Zuwachs an nicht gewundenen Theilen der Ranken pr. Millim.
Cucurbita Pepo	0,10 Millim.	1,40 Millim.	0,20 Millim.
„ „	0,00 „	0,55 „	0,23 „
Bryonia alba	— 0,15 „	0,85 „	0,10 „
Passiflora alata	0,00 „	0,80 „	0,20 „

Dem veränderten Wachsthum auf den beiden Seiten der gereizten Ranken geht unzweifelhaft eine Veränderung der Turgorausdehnung der Zellen voraus. Die Turgorausdehnung der Zellen der concav werdenden Seite der Organe sinkt nämlich, während die Zellen auf der convex werdenden Seite eine Steigerung ihrer Turgorausdehnung erfahren. Es ist aber sicher, dass die Berührung hier nur auslösend wirkt, denn die sehr unbedeutenden Druckkräfte, welche häufig genügen, um eine energische Nutationsbewegung der Ranken herbeizuführen

[1]) H. DE VRIES, Landwirthschl. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 511.

reichen als solche gewiss nicht entfernt hin, um eine entsprechende Compression, resp. Verminderung der Turgorausdehnung der Zellen auf der concav werdenden Seite der Ranken zu Stande zu bringen.

Welche Ursachen die Differenz der Turgorausdehnung der Zellen auf den beiden Seiten gereizter Ranken speciell bedingen, ist, wie mir scheint, noch nicht sicher festgestellt. Es ist nämlich für mich fraglich, ob Berührung der Ranken verändernd auf die osmotische Leistungsfähigkeit der Zellen oder auf die Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten derselben einwirkt. H. DE VRIES[1]) fand, dass Ranken, wenn dieselben mit Wasser injicirt werden, sich viel lebhafter nach erfolgter Berührung bewegen, als wenn dies nicht geschehen ist. Man kann dies interessante Resultat der Versuche nun in verschiedener Weise deuten. Es liegt die Möglichkeit vor, dass der durch die Injection bedingte grössere Wassergehalt der Ranken eine bessere Ausnutzung der durch Berührung hervorgerufenen gesteigerten osmotischen Leistungsfähigkeit der Zellen der convex werdenden Rankenseite gestattet. Andererseits ist es aber auch denkbar, dass eine gesteigerte Wasserzufuhr nur deshalb beschleunigend auf die Bewegung der reizbaren Organe einwirkt, weil die Berührung eine Verminderung der Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten der convex werdenden Rankenseite zur Folge hat, und die osmotische Leistungsfähigkeit des Zellinhaltes, trotzdem ihre absolute Grösse vor sowie nach der Reihung dieselbe ist, erst jetzt, zumal bei Gegenwart erheblicherer Wassermengen, recht ausgiebig zur Geltung kommen kann.

§ 30. Die Bewegungen der Blätter von *Drosera* und anderer Pflanzen. Es giebt eine Anzahl von Blättern, welche, wenn sie berührt werden, durch Bewegung auf diesen Reiz reagiren. Diese Erscheinungen lassen sich bei der Untersuchung ausgewachsener sowie noch wachsender Blätter beobachten. Die Variationsbewegungen der ersteren interessiren uns hier aber nicht; an dieser Stelle kommen allein die Nutationen der noch im Wachsthum begriffenen Blätter in Betracht.

Die klassischen Untersuchungen, welche DARWIN[2]) über die Lebensweise der fleischfressenden Pflanzen angestellt hat, haben uns auch sehr eingehend mit den Phänomenen bekannt gemacht, welche eintreten, wenn die Drüsen der Tentakeln der Blätter von *Drosera*-Arten berührt werden. Ich erwähne hier nur, dass die Tentakeln sich einbiegen wenn die allein für Reize unmittelbar empfindlichen Drüsenköpfchen eine solche Berührung erfahren, und dass die Blattspreite, indem ihre Unterseite convex wird, ebenfalls in Folge der Berührung eine Einkrümmung erfährt. BATALIN[3]) hat die Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinung, speciell an den Blättern von *Drosera longifolia*, eingehend studirt, und es ist zunächst von principieller Bedeutung, dass die in Rede stehenden Organe, gerade so wie die Ranken, nur so lange für Berührung empfindlich sind, wie sie Wachsthumserscheinungen erkennen lassen. BATALIN constatirte durch Messung, dass die Berührung der Tentakeln der Droserablätter eine absolute Verlangsamung des Wachsthums der Blattoberseite, dagegen eine absolute Beschleunigung des Wachsthums der Blattunterseite zur Folge hat, und dass das Wachsthum der Blätter auch nach stattgehabter Einwirkung eines Reizes noch nicht aufhört[4]).

---

[1]) Vergl. H. DE VRIES, Archives Néerlandaises. T. 15.

[2]) Vergl. DARWIN, Insectenfressende Pflanzen. 1876.

[3]) BATALIN, Flora 1877, No. 3, etc.

[4]) Die Spreiten sowie die Tentakeln der *Drosera*-Blätter breiten sich schliesslich wieder aus, ein Vorgang, der durch epinastisches Wachsthum verursacht wird.

Aus den vorliegenden Beobachtungen geht ferner hervor, dass das Protoplasma in den Zellen der unberührten, ausgebreiteten Tentakeln der Zellhaut dicht anliegend, einen mit homogen erscheinendem Zellsaft angefüllten Raum umschliesst. In Folge der Berührung treten zunächst, ohne Betheiligung des Protoplasma, im Zellsaft der direct gereizten Zellen Zusammenballungen oder Aggregationen von Eiweissstoffen hervor, die sich dann auch in immer entfernter liegenden Zellen geltend machen[1]).

Mit Bezug auf die Mechanik der Bewegungsphänomene am *Drosera*-Blatt ist zu bemerken, dass die Zellen auf der concav werdenden Seite der Tentakeln sowie der Blattspreite, indem der Reiz, den die Drüsenköpfchen empfangen haben, bis zu diesen Zellen fortgeleitet wird, unzweifelhaft Wasser an ihre Umgebung abgeben. Ihre Turgorausdehnung sinkt und ihr Wachsthum wird in Folge dessen geringer. Die Zellen der Unterseite der *Drosera*-Blätter nehmen dagegen wahrscheinlich Wasser auf, und ihr Wachsthum wird somit erhöht werden müssen. Das Schliessen der Blätter der *Dionaea muscipula* scheint mit den Variationsbewegungen, welche z. B. an den Blättern von *Mimosa pudica* nach erfolgter Berührung derselben zu beobachten sind, grosse Aehnlichkeit zu haben; dagegen beruhen die Bewegungen der Blätter von *Pinguicula vulgaris* wie diejenigen der *Drosera*-Blätter auf einem durch Berührung veranlassten verschiedenartigen Wachsthum der Ober- und Unterseite der Blätter.

Drittes Kapitel.

Die Wirkung der Gravitation auf das Wachsthum der Pflanzen.

§ 31. Allgemeines. a) Historisches. Wird ein Same dem feuchten Boden übergeben, so zeigt sich, dass die einzelnen Organe des zur Entwickelung gelangenden Embryo keineswegs die nämliche Wachsthumsrichtung einhalten. Die Hauptwurzel wächst vielmehr nach abwärts, während die Stengeltheile in entgegengesetzter Richtung, also nach aufwärts wachsen. Diese überaus wichtige Thatsache, welche dem Laien übrigens fast als selbstverständlich erscheint, hat schon die Aufmerksamkeit der älteren Pflanzenphysiologen erregt, und viele Forscher haben sich bemüht, die Ursachen des verschiedenartigen Verhaltens der Wurzel einer- und der Stengeltheile andererseits festzustellen.

Man hat bereits im vorigen Jahrhundert versucht, das Problem, um welches es sich hier handelt, zu lösen[2]), aber erst KNIGHT's[3]) Fundamentalversuche brachten die Forschung auf den rechten Weg. KNIGHT befestigte Samen an dem Umfange eines Rades, welches sich sehr schnell um eine horizontale Achse drehte. Die Wurzeln der sich entwickelnden Embryonen wuchsen in centrifugaler Richtung, die Stengel dagegen dem Mittelpunkte des Rades zu. Aehnliche Versuche wurden unter Anwendung eines sich um eine vertical stehende Achse sehr schnell drehenden Rades wiederholt. Die Wurzeln der Samen entwickelten sich

---

[1]) Vergl. FR. DARWIN in JUST's botan. Jahresbericht f. 1876. pag. 931 und PFEFFER's Pflanzenphysiologie, Bd. 2. pag. 248. Die Bedeutung der Eiweissaggregation ist noch nicht aufgeklärt.

[2]) Vergl. die historischen Zusammenstellungen von CIESIELSKI, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Inaugural-Dissert. Breslau 1871.

[3]) Vergl. KNIGHT, Philosophical transact. 1806. T. I, pag. 99, übersetzt in TREVIRANUS' Beiträgen zur Pflanzenphysiologie, 1811. pag. 191.

in centrifugaler Richtung, welche jedoch von der horizontalen Drehungsebene des Rades um 10° nach unten abwich. Die Stengel wuchsen in centripetaler Richtung, aber um 10° nach oben abgelenkt. Je langsamer die Drehung des Rades erfolgte, um so mehr senkten sich die Wurzeln nach abwärts, und um so mehr wuchsen die Stengel in verticaler Richtung empor. Es leuchtet ein, dass die Keimpflanzentheile bei diesen Versuchen der Wirkung der Schwerkraft mehr oder minder entzogen und unter den Einfluss der Centrifugalkraft gestellt worden waren, und KNIGHT sah sich unter Berücksichtigung der Ergebnisse seiner Untersuchungen zu folgendem Ausspruch veranlasst:

»Ich glaube bewiesen zu haben, dass die Würzelchen keimender Samen zum Hinabsteigen und ihre Keime (Stengeltheile) zum Hinaufsteigen bestimmt werden durch eine äussere Ursache und nicht durch ein dem vegetabilischen Leben einwohnendes Vermögen, und ich sehe nicht, wie Einer zweifeln könne, dass die Schwere, wo nicht das einzige Agens, doch das vornehmste sei, dessen die Natur sich in diesem Falle bedient.«

Die weichen und biegsamen Theile der Wurzelspitze sollen nach KNIGHT einfach dem Zuge der Schwerkraft folgen und dadurch das nach abwärts gerichtete Wachsthum der Wurzel herbeiführen. Die Stengel wachsen hingegen nach aufwärts, indem die Nahrungsmittel, dem Zuge der Schwerkraft folgend, sich in grösseren Mengen an der Unter- als an der Oberseite der horizontal gelegten Pflanzentheile ansammeln, so dass die unteren Gefässe sich stärker ausdehnen als die oberen und die Aufwärtskrümmung bewirken.

Diese Anschauungen KNIGHT's sind, wie wir weiter unten sehen werden, nicht haltbar; dem genannten Forscher kommt aber das grosse Verdienst zu, mit Hülfe der Rotationsversuche festgestellt zu haben, dass die Gravitation von ganz hervorragendem Einfluss auf die Wachsthumsrichtung der Pflanzentheile ist. Wenn verschiedene Organe (Wurzeln sowie Stengel) ein und derselben Pflanze in gänzlich verschiedener Weise auf die Wirkung der Schwerkraft reagiren, so ist dies eine Folge specifischer Eigenthümlichkeiten eben dieser verschiedenen Organe, die einstweilen nicht zu erklären sind. Organe, die sich dem Erdcentrum zuwenden, werden als positiv geotropische bezeichnet (Hauptwurzeln der Keimpflanzen, die meisten aus Knollen, Rhizomen etc. hervorbrechenden Nebenwurzeln, manche beblätterte Seitensprosse, zumal solche, welche dazu bestimmt sind, Rhizome zu erzeugen oder Zwiebeln zu bilden etc.) Zu den sich vom Erdcentrum abwendenden negativ geotropischen Organen gehören in erster Linie die aufrecht wachsenden Sprossachsen, die Blattstiele, die Strünke vieler Hutpilze, die Sporangienträger von *Mucor*. Die Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen sind fast gar nicht geotropisch, d. h. die Gravitation übt keinen wesentlichen Einfluss auf ihre Wachsthumsrichtung aus. Ueberhaupt ist die Empfindlichkeit verschiedener Pflanzentheile für Schwerkraftswirkungen eine sehr verschiedene.

JOHNSON sowie auch DUTROCHET[1]) haben die Ansicht KNIGHT's, dass die Schwerkraft die Wachsthumsrichtung der Pflanzentheile in sehr wesentlicher Weise beeinflusse, bekämpft, DE CANDOLLE, MOHL und HOFMEISTER[2]) stimmten der Auffassung KNIGHT's bei, und der zuletzt genannte Forscher hat auch eine Theorie über das Wesen der Schwerkraftskrümmungen entwickelt, welche sich

[1]) Vergl. DUTROCHET, Annl. d. sc. nat. 1833. pag. 413.

[2]) Vergl. HOFMEISTER, Berichte d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1860; PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. 3. pag. 77; Botan. Zeitung, 1868 und 1869.

zunächst viele Anhänger erwarb. Nach HOFMEISTER folgen alle spannungslosen Pflanzentheile, zu denen er z. B. die wachsenden Wurzelregionen rechnet, dem Zuge der Schwerkraft ganz passiv. Solche Pflanzentheile hingegen, in denen Gewebespannung herrscht, richten sich, wenn sie schief oder gar horizontal gelegt worden sind, auf; sie verhalten sich demnach negativ geotropisch. Nach HOFMEISTER kommt die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Organe durch eine Steigerung der Dehnbarkeit des passiv gespannten Gewebes der unteren Längshälfte zu Stande[3]).

Der bedeutendste Fortschritt, welcher neuerdings auf dem uns hier interessirenden Gebiete der Pflanzenphysiologie gemacht worden ist, besteht offenbar in der Erkenntniss, dass die Gravitation das Wachsthum der Zellen beeinflusst und dadurch erst bestimmend auf die Wachsthumsrichtung der Pflanzenorgane einwirkt[2]). CIESIELSKI[3]) beobachtete, dass die Zellen der convexen Seite nach abwärts gekrümmter Wurzeln länger als die Zellen der concaven Wurzelseite und als die entsprechenden Zellen gerade gestreckter Wurzeln sind. CIESIELSKI führt überdies an, dass die geotropischen Wurzelkrümmungen nur dann stattfinden, wenn die Wurzelspitze unversehrt ist, dass dieselben dagegen unterbleiben, sobald diese entfernt oder beschädigt ist[4]).

Die vielen werthvollen Arbeiten, welche SACHS zur Erforschung des Einflusses der Gravitation auf die Pflanzen ausführte, haben, wie wir alsbald sehen werden, unter anderem insbesondere den Zweck gehabt, den Modus der Schwerkrafteinwirkung auf das Wachsthum zu ermitteln, um dadurch ein sicheres Fundament für weitere Untersuchungen zu schaffen[5]). Ebenso hat H. [illegible]

---

[3]) Die Theorie HOFMEISTER's ist, wie wir sogleich sehen werden, nicht haltbar. Hier sei übrigens bemerkt, dass schon FRANK (botan. Zeitung, 1868. pag. 561) die Abwärtskrümmung der Wurzel als einen Vorgang auffasst, bei dem dieses Organ activ betheiligt ist, und dass SACHS (Lehrbuch, 1874. pag. 815) auf die Thatsache der Existenz von Spannungen in den der Abwärtskrümmung fähigen Wurzelregionen hinweist.

[2]) Es sei hier übrigens erwähnt, dass auch einige nicht wachsthumsfähige Pflanzentheile unter dem Einfluss der Schwerkraft (Blattgelenke von Leguminosen und Oxalideen) Bewegungen ausführen, die am zweckmässigsten als geotropische bezeichnet werden können. Vergl. [illegible] Pflanzenphysiologie, Bd. 2. pag. 308.

[3]) Vergl. CIESIELSKI, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung d. Wurzel. Inaug.-Dissert. Breslau, 1871. pag. 27.

[4]) Diese Ansichten CIESIELSKI's sind, wie SACHS zeigte (Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 433) nicht haltbar. Neuerdings hat DARWIN in seinem Buche über das Bewegungsvermögen der Pflanzen wieder betont, dass die geotropischen Krümmungen der Wurzel, die er nur als Formen der Circumnutation auffasst, allein bei unversehrter Wurzelspitze zu Stande kommen. Die an sich gar nicht geotropische Wurzelspitze soll einen Reiz empfangen und dieser soll sich auf die krümmungsfähige Wurzelregion fortpflanzen. WIESNER (das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881. pag. 105) zeigte aber, dass auch Wurzeln, ohne Wurzelspitze geotropische Krümmungen erfahren. Es ist dafür nur erforderlich, dass die Wurzeln nach erfolgter Verletzung noch zu wachsen vermögen, was allerdings nicht immer in ausreichendem Grade der Fall ist.

[5]) SACHS (vergl. Lehrbuch, 1874. pag. 739) hat auch darauf hingewiesen, dass nicht allein durch die Ergebnisse der Rotationsversuche, sondern auch durch andere Beobachtungen der Beweis für die Wirkung der Schwerkraft auf das Pflanzenwachsthum beigebracht werden kann. Thatsächlich wachsen gleichartige Pflanzentheile an verschiedenen Orten der Erdoberfläche in ganz verschiedenen Richtungen, aber sie zeigen immer die nämliche Stellung zum Horizont, also auch zur Lage des Erdradius ihres Wohnplatzes. Daraus folgt, dass die Wachsthumsrichtung vieler Pflanzentheile in erster Linie von einer Kraft beeinflusst werden muss, die in ganz bestimmter Beziehung zur Lage des Schwerpunktes der Erde stehen muss. Als solche Kraft kann nur die Schwerkraft in Anspruch genommen werden.

Vries[1]) ähnliche Bestrebungen in den Vordergrund gestellt und z. B. constatirt, dass erheblicher geotropisch gekrümmte Pflanzentheile, wenn sie in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, diese ihre Krümmung nicht völlig verlieren, woraus ersichtlich ist, dass die Gravitation auf keinen Fall allein die Turgorverhältnisse der Zellen modificirt, sondern thatsächlich einen bestimmten Einfluss auf das Wachsthum der Zellen ausübt.

b) Ausschliessung der geotropischen Krümmungen. Werden Wurzeln oder Stengel unter normalen Wachsthumsbedingungen, aber bei Abschluss des Lichtes horizontal gelegt, so krümmen sich die ersteren Organe nach abwärts, die letzteren nach aufwärts. Wir haben es hier des Lichtmangels wegen häufig mit reinen geotropischen Krümmungen zu thun. Die Wurzeln verhalten sich dabei positiv, die Stengel dagegen negativ geotropisch. Für viele physiologische Untersuchungen ist es nun von Wichtigkeit, die geotropischen Krümmungen auszuschliessen, und es sind mehrfach Versuche gemacht worden, diesen Zweck zu erreichen.

Lässt man Pflanzen, z. B. Keimpflanzen, in verticaler Ebene schnell rotiren, so werden allerdings die reinen Schwerkraftskrümmungen ausgeschlossen, da die Organe der Untersuchungsobjecte bald ihre Ober- bald ihre Unterseite der Erde zuwenden, und die Wirkung der Gravitation also alle Seiten der Organe gleichmässig trifft. Aber in diesem Falle übt die Centrifugalkraft einen bestimmenden Einfluss auf das Wachsthum aus. Bei schneller Rotation der Pflanzen in horizontaler Ebene bestimmen die Schwerkraft und die Centrifugalkraft gemeinsam die Wachsthumsrichtung, und zwar muss die Wirkung der letzteren Kraft um so mehr die Oberhand gewinnen, je schneller die Rotation stattfindet. Erfolgt die Rotation von Pflanzen in horizontaler Ebene sehr langsam, so dass keine Centrifugalkraft zur Geltung kommt, dann sind natürlich die Ursachen zur Entstehung gewöhnlicher geotropischer Krümmungen gegeben, aber es ist wichtig zu beachten, dass man durch langsame Drehung der Pflanzen in horizontaler Ebene ein Mittel in der Hand hat, die durch das Licht unter normalen Verhältnissen inducirten heliotropischen Krümmungen auszuschliessen. Dies ist selbstverständlich der Fall, wenn der Rotationsapparat im Dunkeln in Gang gesetzt wird; die heliotropischen Krümmungen treten aber ebenso nicht auf, wenn die langsame Rotation bei Lichtzutritt erfolgt, denn unter diesen Umständen ist bald die eine, bald die andere Seite der Pflanzen unmittelbar beleuchtet. Will man die geotropischen Krümmungen ausschliessen, die heliotropischen Krümmungen aber nicht ausschliessen, so verfährt man, wie es z. B. von Müller (Thurgau) geschehen ist[2]), derartig, dass man die Pflanzen langsam in verticaler Ebene um eine horizontale Achse rotiren, und das Licht parallel dieser letzteren einfallen lasst. Handelt es sich endlich darum, sowohl die geotropischen als auch die heliotropischen Krümmungen selbst bei Lichtzutritt auszuschliessen, so benützt man den von Sachs[3]) construirten Klinostaten. Die Pflanzen rotiren unter Anwendung dieses Apparates langsam in verticaler Ebene um eine zu den einfallenden Lichtstrahlen rechtwinkelig gestellte horizontale Achse. Es leuchtet ein, dass bei dieser Versuchsanstellung bald die eine, bald die andere Seite der Untersuchungsobjecte der Erde, resp. dem Licht zugewendet ist. Durch geeignete

---

[1]) Vergl. H. de Vries: Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 502.

[2]) Vergl. Müller (Thurgau), Flora. 1876. pag. 67.

[3]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 217.

Vorsichtsmassregeln kann man auch das Zustandekommen hydrotropischer Krümmungen sowie der Berührungskrümmungen ausschliessen. Der Klinostat giebt uns also ein Mittel in die Hand, alle paratonischen Nutationen der Pflanzen zu beseitigen, und dies ist sehr wichtig, wenn es sich darum handelt, die spontanen Nutationserscheinungen der Gewächse specieller zu erforschen.

§ 32. Specielles über das Verhalten positiv geotropischer Organe.[1] Das Verhalten positiv geotropischer Pflanzentheile ist bis jetzt namentlich unter Benutzung der Hauptwurzeln von Keimpflanzen studirt worden, und das Nachfolgende bezieht sich zumal auf die bei diesen Untersuchungen gewonnenen Resultate.

1. Die sehr eingehenden Untersuchungen von SACHS haben ergeben, dass die Abwärtskrümmung horizontal gelegter Wurzeln nicht allein von einer Zone derselben vermittelt wird, sondern dass sich die gesammte, allerdings nicht sehr ausgedehnte wachsende Region der Wurzel an dieser Abwärtskrümmung betheiligt. Uebrigens ist zu bemerken, dass bei dieser Wurzelkrümmung die im raschesten Wachstum begriffene Zone die wichtigste Rolle spielt, während den davor und dahinterliegenden Regionen eine geringere Bedeutung bei dem Zustandekommen der Nutation zukommt.

2. Dass die Wurzel bei der Abwärtskrümmung nicht einfach passiv dem Zuge der Schwerkraft folgt, sondern dabei activ betheiligt ist, geht schon aus den Versuchen JOHNSON's (Referat in Linnaea, Bd. 5, 1830), die vielfach wiederholt worden sind, hervor. Wenn man das eine Ende eines Fadens an einer sich abwärts krümmenden Wurzel befestigt, den Faden über eine leicht bewegliche Rolle legt und an das andere Ende desselben ein Gewicht hängt, so zeigt sich, dass das Gewicht, wenn dasselbe nicht zu schwer ist, emporgezogen wird, während die Wurzel nach abwärts wächst. Hierher gehört auch die Thatsache, dass Wurzeln die horizontal auf Quecksilber ruhen, mehr oder minder leicht mit ihrer nach abwärts wachsenden Spitze in das schwere Metall eindringen. Zur Ausführung der Beobachtung eignen sich zumal die eine genügende Dicke besitzenden Keimwurzeln vou *Phaseolus, Pisum, Quercus* und *Zea*.

3. Hauptwurzeln, die in normaler Lage mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet sind, befinden sich der Schwerkraft gegenüber in einer Gleichgewichtslage und erfahren keine geotropischen Krümmungen. Jede Ablenkung der Wurzeln aus der verticalen Lage, ruft dagegen sofort das Zustandekommen geotropischer Krümmungen hervor, und dadurch wird die Wurzelspitze alsbald wieder in die normale Richtung zurückgeführt. Die Form der Krümmung, welche an nicht vertical gestellten Wurzeln zur Geltung kommt, ist in hervorragendem Grade abhängig von dem Winkel, welchen die Wurzel ursprünglich mit der Verticalen bildete. SACHS (Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 454) sagt in dieser Beziehung: »Querzonen von gleicher Entwickelungsphase erfahren verschiedene Krümmungen während derselben Zeit, wenn sie mit der Verticalen verschiedene Winkel bilden und zwar so, dass die Krümmung um so stärker ausfällt, je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablenkungswinkel nennen will, einem Rechten nähert; ist also der Ablenkungswinkel ein Rechter, so tritt das Maximum der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also die stärkste Krümmung ein

4. Wenn eine Wurzel genau vertical aufgestellt wird, ihre Spitze aber nicht nach abwärts, sondern nach aufwärts gerichtet ist, so fällt jeder unmittelbare Grund zu

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 439; Lehrb. 1874 pag. 824. WIESNER, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881. pag. 85.

einer geotropischen Krümmung weg, da ja die Schwere, ebenso wie bei einer gerade abwärts wachsenden Wurzel, auf alle Seiten derselben gleichartig einwirkt. Die Erfahrung zeigt aber, dass die mit der Spitze nach aufwärts gerichteten Wurzeln dennoch geotropische Krümmungen ausführen, so dass die Spitze schliesslich nach abwärts zeigt. Diese Erscheinung hat, wie SACHS (l. c. pag. 459) hervorhebt, in dem Zustandekommen spontaner Nutationen der Wurzeln ihren Grund. Durch dieselben wird die Wurzelspitze aus ihrer verticalen Lage abgelenkt, und so bald dies geschehen, machen sich natürlich geotropische Krümmungen geltend.

5. Vergleicht man die Zuwachse, welche einerseits gerade nach abwärts wachsende Wurzeln, andererseits solche erfahren, die horizontal gelegt sind und sich geotropisch krümmen, so zeigt sich, dass die convexe Oberseite der gekrümmten Organe in gleicher Zeit schneller, die concave Unterseite derselben aber langsamer als die entsprechenden Seiten gerader Wurzeln wachsen. Die Zellen innerhalb des sich krümmenden Stückes der Wurzeln sind, wenn die gegeotropische Krümmung thatsächlich erfolgt ist, um so länger, je näher sie der convexen Oberseite des Organes liegen.

6. Die Nebenwurzeln erster Ordnung wachsen in einem ganz bestimmten Winkel (Eigenwinkel) aus den Hauptwurzeln hervor. SACHS (l. c. pag. 599) hat Pflanzen zur Erforschung der Richtung, welche die Nebenwurzeln allein unter dem Einflusse innerer Wachsthumsursachen einschlagen, im Dunkeln derartig rotiren lassen, dass das Zustandekommen geotropischer Krümmungen ausgeschlossen blieb. Weitere Versuche ergaben, dass die Nebenwurzeln positiv geotropisch sind, allerdings nicht in dem Grade wie die Hauptwurzeln. Es ist sehr merkwürdig, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung, obgleich dieselben positiv geotropisch sind, doch nicht unter dem Einfluss der Gravitation senkrecht nach abwärts wachsen, sondern, wenn sie einmal eine gewisse Neigung erreicht haben, geradeaus fortwachsen. Denjenigen Winkel, unter welchen die Nebenwurzeln erster Ordnung geneigt sind, wenn ihre geotropische Krümmung aufhört, bezeichnet SACHS als geotropischen Grenzwinkel.

7. Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung, welche aus den Nebenwurzeln erster Ordnung hervortreten, sind gar nicht geotropisch; sie wachsen daher ganz ihrer Anlage gemäss gerade fort, wenn sich ihnen keine Widerstände in den Weg stellen. Dies Verhältniss besitzt eine hohe Bedeutung für das Wurzelleben der Gewächse.

§ 33. Specielles über das Verhalten negativ geotropischer Organe[1]). — Die sich nach aufwärts krümmenden Internodien der Pflanzen werden, wie bereits angeführt worden ist, als negativ geotropisch bezeichnet, und die Untersuchungen über ihr Verhalten der Gravitation gegenüber, haben namentlich zu den folgenden Ergebnissen geführt:

1. Nur diejenigen Internodien oder Theile derselben sind, wenn sie eine horizontale oder schiefe Lage erhalten haben, im Stande, geotropische Krümmungen auszuführen, welche überhaupt oder in dieser Lage noch Wachthumserscheinungen zeigen.

2. Bei einem horizontal gelegten Spross wächst von zwei gleichnamigen Gewebestreifen immer derjenige der unteren, convexen Seite stärker, derjenige der oberen, concaven Seite schwächer als die gleichnamigen Gewebestreifen eines aufrechten Sprosses in derselben Zeit.

---

[1]) SACHS, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 193. Flora, 1873, pag. 324. Lehrbuch, 1874. pag. 817; H. DE VRIES, landwirthschaftl. Jahrb. Bd. 9. pag. 473.

3. Das Gesammtlängenwachsthum eines horizontal gelegten sich krümmenden Sprosses ist geringer als dasjenige eines senkrecht gestellten gerade bleibenden (vergl. SACHS, l. c., pag. 200). Dasselbe gilt auch für das Längenwachsthum horizontal gelegter und sich krümmender Wurzeln (SACHS, l. c. pag. 465).

4. Die Krümmungsform eines sich aufrichtenden Sprosses ist abhängig von der Wachsthumsgeschwindigkeit, sowie der Dicke desselben, von der Ablenkung des Sprosses von der Verticalrichtung und verschiedenen anderen Momenten. Mit Bezug auf die Ableitung von den Verticalen ist zu bemerken, dass die Krümmung in gegebener Zeit um so stärker ausfällt, je mehr die Lage des Sprosses sich der horizontalen nähert (vergl. auch § 32 unter 3). SACHS hat Stengelstücke von *Sida napaea*, die gleiche Länge besassen, entweder sofort, oder nachdem dieselben geotropische Krümmungen erfahren hatten, in einzelne Gewebestreifen zerlegt und diese gemessen. Das Nähere zeigt die folgende Tabelle:

	Länge der Gewebestreifen in Millim. Anfangs	nach 20 Stunden I.	II.
concave Rinde	298,0	310,5	318,8
concaves Mark	308,8	337,5	341,5
convexes Mark	308,8	342,9	342,0
convexe Rinde	298,0	328,2	319,6

Die unter I aufgeführten Zahlen sind an Stengelstücken gewonnen worden, welche eine horizontale Lage erhalten hatten. Die Angaben unter II beziehen sich dagegen auf das Verhalten schief aufrecht gestellter Stengelstücke. Die geotropische Krümmung der letzteren Pflanzentheile ist geringer als diejenige der ersteren ausgefallen.

5. Wird ein Spross horizontal gelegt und nun, nachdem die ersten Spuren einer geotropischen Aufwärtskrümmung eingetreten sind, was nach ½—2 Stunden der Fall zu sein pflegt, vertical gestellt, so dauert die Krümmung 1—3 Stunden lang fort und kann sehr bedeutend ausfallen. Von Anfang an vertical stehende Sprosse krümmen sich nicht, wenn sie daher, nachdem sie zuvor einige Zeit in horizontaler Lage verharrt haben, später selbst in verticaler Stellung geotropische Krümmungen erfahren, so muss sich in ihrem Gewebe eine g e o t r o p i s c h e N a c h w i r k u n g geltend machen.

6. Ein sehr eigenthümliches Verhalten der Schwerkraft gegenüber zeigen die sogen. Knoten, richtiger die Knotengelenke der Gramineenhalme. Diese Gelenke, welche zwischen den bereits starren Internodien liegen, repräsentiren bekanntlich die Basalstücke der Blattscheiden und umfassen die Internodiumbasis in Form eines mehr oder minder hohen Ringwulstes von beträchtlicher Dicke, aber zarter, jugendlicher Structur. Für die Knotengelenke ist es besonders charakteristisch, dass dieselben, wenngleich sie in normaler aufrechten Stellung keine Wachsthumserscheinungen mehr zeigen, dennoch zu neuem Wachsthum angeregt werden, sobald ihnen eine horizontale Lage ertheilt wird. Es zeigt sich alsdann, dass die Unterseite der Knotengelenke convex, die Oberseite derselben aber concav wird, und dass sich die Grashalme in Folge dessen wieder aufrichten[1]. Die convex werdende Unterseite verlängert sich bedeutend, die Oberseite erfährt keine Verlängerung, sondern sogar eine mit Faltenbildung verbundene Verkürzung, wie das die folgenden Angaben von SACHS, welche sich auf das Verhalten der Knotengelenke von *Zea* beziehen, deutlich erkennen lassen.

[1]) Auf diese Weise kommt das Aufrichten des gelagerten Getreides zu Stande.

	Länge des Knotens vor	nach der Krümmung.
No I.		
Oberseite	4,3 Millim.	2,5 Millim.
Unterseite	4,1 „	9,0 „
No II.		
Oberseite	5,0 Millim.	4,5 Millim.
Unterseite	5,0 „	12,5 „

§ 34. Die Ursachen der geotropischen Krümmungen. — Es ist bekannt, dass der einzellige Organismus vieler Siphoneen, z. B. *Botrydium, Caulerpa,* in einen wurzelartigen und einen stammartigen Theil differencirt ist. Diese beiden Theile reagiren auf den Einfluss der Gravitation verschiedenartig, indem der eine ein positiv, der andere ein negativ geotropisches Verhalten zeigt. Die geotropischen Krümmungen, zu denen einzellige Pflanzen oder aus einer Zellenreihe bestehende Organe zweifellos befähigt sind, können unmöglich Folge der Veränderung der Turgorkraft des Zellinhaltes sein, denn solche Veränderungen würden eine gleichmässige Wirkung auf sämmtliche Regionen der gedehnten Zellschichten geltend machen. Vielmehr ist anzunehmen, dass die Schwerkraft bestimmend auf die Verhältnisse der Widerstandsfähigkeit des Protoplasma, speciell der Hautschicht desselben, einwirkt und auf diese Weise das Wachsthum der Zellen beeinflusst.

Was die Ursachen der geotropischen Krümmungen solcher Pflanzentheile anbelangt, die aus vielen Gewebemassen zusammengesetzt sind (Stengel, Wurzeln), so will ich mich über dieselben an dieser Stelle noch nicht genauer aussprechen. Ich verweise den Leser auf die Darstellungen in dem Paragraphen über die Ursachen der heliotropischen Krümmungen, aus denen hervorgeht, dass einseitige Beleuchtung in den Pflanzenzellen ganz analoge Veränderungen hervorruft, wie solche unter geeigneten Umständen durch die Schwerkraft bedingt werden. Es sei hier nur bemerkt, dass die Wirkung der Schwerkraft auf vielzellige Pflanzentheile meiner Meinung nach ebenso, wie dies für einzellige Organismen angegeben worden ist, allein zu Veränderungen der Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten führt, während die Grösse der Turgorkraft der Zellen selbst durch die Gravitation nicht unmittelbar beeinflusst wird. Wenn sich z. B. das eine Ende eines horizontal gelegten Stengels negativ geotropisch nach aufwärts krümmt, so ist die Ursache dieses Phänomens in einer Verminderung der Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten der Zellen auf der convex werdenden Seite und einer Steigerung die Widerstandsfähigkeit der Protoplasmaschichten der Zellen auf der concav werdenden Seite des Organs durch die Schwerkraft zu suchen. In Folge der angedeuteten Schwerkraftwirkung strömt den Zellen der convex werdenden Seite eine gewisse Wassermenge aus den sich concav einkrümmenden Regionen des Stengels zu. Die Turgorausdehnung und somit auch das Wachsthum der Zellen der Unterseite des Organs wird grösser als die Turgorausdehnung sowie das Wachsthum der Zellen der Oberseite. Kraus[1]) fand in der That, dass, während der Saft der beiden Hälften eines geraden Sprosses (durch Spaltung desselben parallel der Wachsthumsachse hergestellt) gleiche Concentration besitzt, der Saft der Unterseite geotropisch gekrümmter Stengel wasserreicher als derjenige der Oberseite ist. Der genannte Forscher macht z. B. auch die folgenden Mittheilungen über die Wanderung des Wassers aus der oberen in die untere Hälfte der sich geotropisch nach aufwärts krümmenden Stengel.

---

[1]) Vergl. KRAUS, Sonderabdruck aus d. Abhandlungen d. naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. 15, pag. 39.

Versuch mit *Silphium scaberrimum.*

Anfangsgewicht	59,550 Grm.
Gewicht nach 4 Stunden (Krümmung schon deutlich)	58,492 „
Wasserverlust	1,058 Grm.

Gewichtsverhältnisse nach erfolgter Krümmung:

	Frischgewicht	Trockengewicht	Wassergehalt.
Obere Hälfte	28,725 Grm.	2,4749 Grm.	91,384 %
Untere Hälfte	29,767 „	2,4920 „	91,628 %

Ursprünglich ist der Wassergehalt der beiden Stengelhälften gleich gross gewesen; bei dem Zustandekommen der geotropischen Krümmung ist aber Wasser aus der concav werdenden Stengelhälfte in die convex werdende übergetreten. (Vergl. Weiteres über die Ursachen geotropischer Krümmungen am Schluss des Paragraphen.)

§ 35. Einige weitere Wirkungen der Schwerkraft auf das Pflanzenwachsthum. Die Gravitation ist nicht allein im Stande, unter geeigneten Umständen zur Entstehung von Krümmungen der Pflanzentheile Veranlassung zu geben, sondern sie vermag auch in anderer Weise die Entwickelung gewisser Glieder der Gewächse in bestimmtem Sinne zu beeinflussen, und an dieser Stelle sollen die bezüglichen Thatsachen Erwähnung finden.

1. Die Brutknospen von *Marchantia polymorpha* sind ursprünglich nicht dorsiventral. Die Dorsiventralität der Organe bildet sich aber alsbald mit der Entwickelung derselben heraus. PFEFFER[1]) hat gezeigt, dass jede Wurzelhaarzelle der Brutknospen allerdings zu einem Wurzelhaar auswachsen kann, dass dies aber thatsächlich nur erfolgt, wenn die Gravitation dem in Rede stehenden Wachsthumsvorgange nicht entgegenwirkt. Aus diesem Grunde werden auf der der Erde zugekehrten Seite der Brutknospen Wurzelhaare gebildet, auf der zenithwärts zugewandten Seite aber normaler Weise keine. Es erfolgt nur dann auch an dieser letzten Seite der Brutknospen das Auswachsen der Wurzelhaarzellen, wenn dieselbe in dauernde Berührung mit einem soliden Körper gebracht, und dadurch die hemmende Wirkung der Schwerkraft überwunden wird.

VÖCHTING[2]) hat bei seinen vielfältigen Untersuchungen über die Reproduktionsvorgänge abgeschnittener Wurzeln, Blätter und Stengel gefunden, dass z. B. bei diesen letzteren die neu entstehenden Wurzeln vorwiegend an der morphologischen Basis, die neu entstehenden Triebe aber zumal an der morphologischen Spitze zur Entwickelung gelangen. Es besteht nun zwischen SACHS und VÖCHTING[3]) ein Streit darüber, ob das Zustandekommen der erwähnten Phänomene wesentlich in Folge der Wirksamkeit ererbter Wachsthumsursachen aufzufassen ist, oder ob jene Erscheinungen in erster Linie einem mehr direkten Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Pflanzenkörper (zumal der Schwerkraft) ihre Entstehung verdanken.[4]) Die Discussion der bestehenden Controverse würde mich hier viel zu weit führen; ich ziehe es vor, sogleich verschiedene von VÖCHTING constatirte

---

[1]) PFEFFER, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. 1, pag. 77.

[2]) Vergl. VÖCHTING, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

[3]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag. 475 und VÖCHTING, Botan. Zeitung. 1880, pag. 593.

[4]) Für die Beurtheilung der hier berührten Verhältnisse ist es von besonderer Wichtigkeit, nicht zu vergessen, dass die ererbten, inneren oder historischen Wachsthumsursachen unzweifelhaft in Folge des Einflusses äusserer Umstände auf den pflanzlichen Organismus zu Stande gekommen sind.

Thatsachen anzuführen, welche beweisen, dass die Schwerkraft auf alle Fälle von nicht zu unterschätzender Bedeutung für den Modus der berührten Regenerationsvorgänge ist.

Werden Stammstücke verschiedener Pflanzen entweder in normal aufrechter Stellung oder in umgekehrter Stellung, sodass die Spitze nach unten gerichtet ist, möglichst günstigen Vegetationsbedingungen ausgesetzt, so zeigt sich, dass die Wurzelentwickelung zwar in beiden Fällen vorwiegend an der morphologischen Basis der Stammstücke erfolgt, dass aber die umgekehrten Untersuchungsobjekte auch in grösserer Entfernung von der morphologischen Basis Wurzeln produciren. Als eine Folge der Schwerkraftswirkung ist es auch anzusehen, dass, wie VÖCHTING fand, an manchen horizontal gelegten Zweigen die Knospenentwickelung auf der zenithwärts gerichteten Seite derselben eine Begünstigung erfährt, während an der morphologischen Basis der Zweige die Wurzelbildung zumal auf der erdwärts gekehrten Seite erfolgt. Es scheint mir, dass einige Gesichtspunkte, auf die ich im Paragraphen über die Ursachen des Heliotropismus aufmerksam machen werde, ebenso bei der Beurtheilung der hier erwähnten Wachsthumsvorgänge Beachtung verdienen.

Viertes Kapitel.

Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Pflanzen.

§ 36. Allgemeines. — Die folgenden Darstellungen werden zeigen, dass sich die wachsthumsfähigen Zellen den Beleuchtungsverhältnissen gegenüber ausserordentlich verschiedenartig verhalten. Einige Pflanzentheile wachsen, wie weiter unten specieller gezeigt werden soll, im Dunklen überhaupt nicht. Andere Pflanzentheile, wie z. B. viele Blüthen, entwickeln sich, wenn nur hinreichende Quantitäten plastischer Stoffe nicht fehlen, in dauernder Finsterniss genau ebenso wie unter normalen Umständen.[1]) In vielen anderen Fällen übt das Licht einen deutlich retardirenden Einfluss auf das Flächenwachsthum der Zellen aus, während vorübergehende, resp. dauernde Verdunkelung dasselbe beschleunigt. Dies gilt sowohl für solche Organe, die sich bei einseitiger Beleuchtung der Lichtquelle zuwenden (positiv heliotropische Organe) als auch für negativ heliotropische Pflanzentheile, eine Thatsache, die für die Beurtheilung des Wesens der heliotropischen Phänomene von grosser Wichtigkeit geworden ist.

Organe, die im Dunkeln überhaupt nicht wachsen, oder alsbald zu wachsen aufhören, trotzdem es nicht an plastischen Stoffen fehlt, sind als solche anzusehen, die sich im Zustande der Dunkelstarre befinden. Als Phototonus ist dagegen derjenige Zustand eines Pflanzentheiles zu bezeichnen, in welchem derselbe in charakteristischer Weise auf Differenzen der Beleuchtungsverhältnisse reagirt.

§ 37. Das Etiolement. — a) Die Formbildung etiolirter Pflanzen.[2]) Die tägliche Erfahrung lehrt, dass Pflanzen, die bei völligem Abschluss des Lichts zur Entwickelung gelangt sind, sich mit Rücksicht auf die Gestaltungs- und Dimensionsverhältnisse ihrer einzelnen Theile in sehr wesentlicher Weise von den

---

[1]) Vergl. SACHS, Experimentalphysiologie d. Pflanzen, pag. 33 und ASKENASY, Botan. Zeitung 1876. No. 1.

[2]) Literatur: DE CANDOLLE, Physiol. végétale, 1832. T. 3. pag. 1079; SACHS, Botan. Zeitung 1863. Beilage; KRAUS, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 7; DETMER, vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen, 1880. pag. 464.

unter normalen Verhältnissen erwachsenen grünen Individuen derselben Pflanzenspecies unterscheiden. BONNET, SENNEBIER, sowie verschiedene andere ältere Physiologen haben den Phänomenen des Etiolements der in dauernder Finsterniss erwachsenen Pflanzen schon ihre Aufmerksamkeit zugewendet, aber es muss betont werden, dass erst durch die neueren von SACHS vorgenommenen Beobachtungen eine sichere Basis zur Beurtheilung der in Rede stehenden Erscheinungen gewonnen worden ist. Dieser Forscher liess es sich nämlich vor allen Dingen angelegen sein, die Gestalt- sowie Formveränderungen, welche die Pflanzen bei völligem Abschluss des Lichtes erfahren, genau zu constatiren, und diese Beobachtungen sowie diejenigen einiger anderer Physiologen haben namentlich zu folgenden Resultaten geführt.

In ausserordentlich vielen Fällen erfahren die Stengeltheile der in dauernder Finsterniss erwachsenen Pflanzen eine bedeutende Ueberverlängerung. Derartig verhalten sich z. B. die hypocotylen Glieder solcher Keimpflanzen, deren Cotyledonen über die Erde emporgehoben werden, die auf das hypocotyle Glied folgenden Internodien vieler Pflanzen, die Stengeltheile, die aus Knollen oder Zwiebeln (*Hyacinthus, Tulipa* etc.) hervorgehen. Dagegen verlängert sich das hypocotyle Glied solcher Keimpflanzen, deren Cotyledonen im Boden stecken bleiben, im Finstern nicht besonders. Die Hopfensprosse erreichen dieselbe Länge, mögen sich dieselben unter normalen Umständen oder in dauernder Finsterniss ausbilden. Die etiolirten Stengeltheile besitzen in der Regel einen geringeren Durchmesser als die normalen; dies ist aber keineswegs immer der Fall.

Mit Rücksicht auf das Verhalten der Laubblätter höherer Pflanzen im Finstern ist zu bemerken, dass die etiolirten Blätter monocotyler Gewächse ganz allgemein eine beträchtlichere Länge, aber eine geringere Breite als die normalen Organe besitzen. Die Spreite der Blätter dicotyler Pflanzen bleibt dagegen im Finstern in ihrer Entwickelung fast immer in jeder Richtung bedeutend hinter der Ausbildung der Spreite unter normalen Umständen erwachsener Blätter zurück. Zu bemerken ist übrigens, dass die Blätter von *Beta* sowie *Tragopogon* auch im Dunklen recht erhebliche Dimensionen erreichen.

Man sieht also, dass sich die Vegetationsorgane der Pflanzen dauerndem Lichtmangel gegenüber sehr verschiedenartig verhalten, und um dies so recht klar hervortreten zu lassen, braucht man z. B. nur Erbsenkeimpflanzen einerseits am Licht, andererseits im Finstern zur Entwickelung zu bringen. Die etiolirten Keimpflanzen zeichnen sich den normalen gegenüber durch den Besitz sehr lang gestreckter Internodien aus, während ihre Blätter winzig klein bleiben. Werden verschiedene Pflanzenindividuen derselben Art zwar sämmtlich bei Zutritt des Lichts, aber unter dem Einfluss eines Lichts von verschiedener Intensität cultivirt, so ergiebt sich, dass sich diejenigen Untersuchungsobjecte in ihrer Formbildung am meisten völlig etiolirten Pflanzen nähern, welche dem Licht von geringster Helligkeit ausgesetzt gewesen waren.

Nicht allein normalerweise grün gefärbte, sondern auch chlorophyllfreie Pflanzentheile erfahren, wenn sich dieselben in constanter Finsterniss entwickeln, eigenthümliche Formveränderungen. Sehr viele Blumenblätter entwickeln sich allerdings in dauernder Finsterniss, wenn nur hinreichende Quantitäten plastischer Stoffe vorhanden sind, ebenso wie unter normalen Verhältnissen. Dagegen ist es z. B. bekannt, dass die Perigonblätter von *Crocus* sowie *Colchicum* bei Licht-

abschluss deutliche Etiolirungserscheinungen erkennen lassen. BREFELD[1]) hat gefunden, dass der Hut eines Pilzes (*Coprinus stercorarius*) in constanter Finsterniss sehr klein bleibt, während dagegen sein Stiel eine abnorme Länge erreicht.

b) Weitere Eigenthümlichkeiten etiolirter Pflanzentheile. 1. Die Zellen etiolirter Pflanzentheile, namentlich diejenigen solcher Stengeltheile, welche im Finstern eine bedeutende Länge erreichen, sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Cellulosemembranen ein viel geringeres Dickenwachsthum als die Membranen der entsprechenden Zellen normal entwickelter Pflanzentheile erfahren.

2. Die Untersuchungen von KRAUS haben ergeben, dass die Zellen etiolirter Internodien viel länger (zuweilen um das 5fache länger) als die entsprechenden Zellen normal ausgebildeter Stengeltheile sind. Neben dieser Zellüberverlängerung macht sich aber bei dem Zustandekommen des Etiolements der Internodien zugleich eine Zellübervermehrung geltend. Die folgende Tabelle lässt diese Verhältnisse klar hervortreten.

Name d. Pflanzen.	Grosse des Internodiums in Millim.		Grosse einer Epidermiszelle in Millim.		Anzahl der Epidermiszellen.	
	Normal.	Etiolirt.	Normal.	Etiolirt.	Normal.	Etiolirt.
Lychnis Githago	15,6	104,3	0,2300	1,3756	69	77
Cucurbita Pepo	50	244	0,0825	0,2076	606	1652
Convolvulus tricolor	39	66	0,2345	0,4366	106	151
Phaseolus vulgaris	99	199	0,0736	0,1931	1345	1030

3. GODLEWSKI[2]) sowie andere Beobachter haben feststellen können, dass solche Pflanzentheile, welche, wie zumal die Internodien, im Finstern eine Ueberverlängerung erfahren, procentisch erheblich wasserreicher als die entsprechenden grünen Organe sind. Die im Dunkeln sehr klein bleibenden Blätter dicotyler Pflanzen enthalten dagegen procentisch weniger Wasser als die normal ausgebildeten Pflanzentheile.

c) Die Ursachen der Etiolirungserscheinungen. Es ist vor allem zu bemerken, dass manche Erscheinungen, welche zumal längere Zeit im Dunkeln verweilende Pflanzen erkennen lassen, einfach Folge von Nahrungsmangel sind. Diese Phänomene lassen wir hier natürlich unberücksichtigt, denn dieselben haben mit einer direkten Einwirkung der Beleuchtungsverhältnisse auf die Pflanzen nichts zu thun. Dagegen ist in erster Linie darauf Gewicht zu legen, dass viele Organe (namentlich Stengeltheile) im Dunkeln eine Ueberverlängerung erfahren, während andere (Blätter dicotyler Pflanzen) in dauernder Finsterniss sehr klein bleiben, und dass diese Erscheinungen unzweifelhaft als direkte Folge des Lichtmangels anzusehen sind.[3])

Die Thatsache, dass die Internodien dicotyler Pflanzen im Dunkeln sehr lang werden, während die Blätter klein bleiben, und dass bei Zutritt des Lichts kurze Stengeltheile sowie relativ grosse Blätter entstehen, hat, wie hier noch Er-

[1]) Vergl. BREFELD, Separatabdruck aus d. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin. 1877. pag. 4.

[2]) Vergl. GODLEWSKI, Bot. Ztg. 1879. No. 6.

[3]) Werden Pflanzen einerseits im Dunkeln, andererseits bei Zutritt des Lichts, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre cultivirt, so zeigt sich, wie GODLEWSKI fand, dass die letzteren sich auch in diesem Falle in ihrer Formbildung ganz wesentlich von den ersteren unterscheiden; ihre Stengeltheile sind im Vergleich zu denjenigen der etiolirten Pflanzen kurz, ihre Blätter erreichen aber relativ erhebliche Grösse.

wähnung finden mag, verschiedene Forscher veranlasst, die gesammten Etiolirungserscheinungen als Folge einer gegenseitigen Beeinflussung des Wachsthums der Organe aufzufassen. Einer solchen Anschauung gegenüber sind schon von vornherein principielle Bedenken geltend zu machen, und ich habe in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprocesses der Samen (pag. 506), namentlich unter Berücksichtigung gewisser Beobachtungen GODLEWSKI's, gezeigt, dass die eigenthümlichen Etiolirungsphänomene gewiss nicht allein auf eine wechselseitige Beeinflussung des Wachsthums der Organe zurückgeführt werden können.

Es muss daher auf alle Fälle untersucht werden, welchen Einfluss die Beleuchtungsverhältnisse selbst auf das Wachsthum der Zellen ausüben, und zunächst beansprucht in dieser Beziehung die Frage nach den Ursachen der Ueberverlängerung vieler Organe im Dunkeln unser Interesse. Die Grösse der Turgorausdehnung der Zellen und damit auch das Wachsthum derselben ist abhängig von der Grösse der Turgorkraft einerseits und andererseits von der Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass die constante Dunkelheit auf die beiden soeben erwähnten Wachsthumsmomente einen Einfluss ausübt, der eine Wachsthumsbeschleunigung zur Folge hat. WIESNER sowie H. DE VRIES[1]) haben gefunden, dass überverlängerte etiolirte Organe reicher an Pflanzensäuren als die entsprechenden normal entwickelten Pflanzentheile sind. Diese Substanzen besitzen aber als osmotisch sehr leistungsfähige Körper eine grosse Bedeutung für das Zustandekommen einer energischen Turgorkraft in den Zellen, und daher verdienen die Angaben der genannten Forscher unsere volle Beachtung. Es ist überdies wahrscheinlich, dass Lichtmangel, ebenso wie derselbe die Turgorkraft der Zellen steigert, zugleich auch die Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten (zunächst wohl nur diejenige der Plasmaschichten) der Turgorkraft gegenüber herabsetzt, so dass also verschiedene Momente zusammenwirken, um eine recht bedeutende Turgorausdehnung der Zellen gewisser etiolirender Organe herbeizuführen. Damit ist aber auch die Bedingung für ein recht ausgiebiges Flächenwachsthum der Zellen dieser Pflanzentheile gegeben, wie denn überhaupt fast die sämmtlichen Eigenthümlichkeiten der überverlängerten Organe auf die in Folge des Lichtmangels zur Geltung kommenden Veränderungen des Turgorzustandes der Zellen zurückgeführt werden können.

Mit Bezug auf die Etiolirungserscheinungen der im Finstern sehr klein bleibenden Blätter ist zunächst die G. KRAUS'sche Selbsternährungstheorie von der Hand zu weisen, nach welcher die erwähnten Organe nur dann wachsen, wenn sie assimilatorisch thätig sind. Dass ein ausgiebiges Wachsthum nur dann erfolgen kann, wenn hinreichende Nährstoffquantitäten vorhanden sind, ist selbstverständlich; aber viele Blätter bilden sich auch dann im Finstern winzig aus, wenn es nicht an Nährstoffen fehlt. Ebenso ist die Ansicht BATALIN's[2]), dass die Blätter im Finstern nicht wachsen, weil die Zellen derselben sich unter diesen Umständen nicht normal theilen, wie PRANTL[3]) dargethan hat, unhaltbar.

Handelt es sich darum, die wahren Ursachen des eigenthümlichen Verhaltens der Blätter dicotyler Gewächse zu ermitteln, so ist in erster Linie zu betonen, dass dieselben im Zustande des Phototonus, d. h. unter normalen Verhältnissen, wo sie dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, genau so wie alle

[1]) Vergl. H. DE VRIES, Botan. Zeitung. 1879. pag. 852.

[2]) BATALIN, Botan. Zeitung. 1871. pag. 669.

[3]) Vergl. PRANTL, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 384.

übrigen Pflanzentheile eine Beeinträchtigung des Flächenwachsthumes ihrer Zellhäute durch das Licht, sowie eine Steigerung derselben durch Dunkelheit erkennen lassen. Ich komme darauf im folgenden Paragraphen zurück. Unter dem Einfluss constanter Finsterniss müssen die Blattzellen daher in einen pathologischen Zustand versetzt werden, der eben das normale Flächenwachsthum ihrer Zellhäute verhindert. Worin aber das Wesen dieses krankhaften Zustandes zu suchen ist, kann heute noch nicht mit Bestimmtheit angegeben werden. Es ist möglich, dass Lichtzutritt überhaupt erst das Zustandekommen normaler Turgorverhältnisse in den Blattzellen hervorruft, und damit würde die Thatsache des relativ geringen Wassergehaltes etiolirter Blätter im Einklang stehen; ferner mag das Licht aber auch eine Bedeutung für die Translocation sowie die Bildung des für das Blattwachsthum geeigneten Materials aus vorhandenen organischen Substanzen besitzen.

§ 38. Der Einfluss des Beleuchtungswechsels auf das Pflanzenwachsthum[1]). Die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles ist bekantermaassen abhängig von einer Reihe äusserer Factoren (Feuchtigkeits-, Wärme-, Beleuchtungsverhältnissen etc.). Soll nun z. B. der Einfluss dieser letzteren auf das Wachsthum studirt werden, so muss dafür Sorge getragen werden, dass die übrigen erwähnten Factoren, während die Beleuchtungsverhältnisse selbst wechseln, immer in genau derselben Weise auf die Untersuchungsobjecte einwirken. Dieser Forderung hat SACHS, wie keiner vor ihm, bei der Ausführung seiner Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum Rechnung getragen, und aus diesem Grunde sind auch die Untersuchungsresultate des genannten Forschers von so grosser Bedeutung geworden. Werden Pflanzen möglichst constanter Temperatur und möglichst constant bleibenden Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt, so zeigt sich, dass der Wechsel der Beleuchtung, der im Laufe von 24 Stunden auf die Gewächse einwirkt, das Wachsthum derselben in hohem Grade beeinflusst; die durch das Licht inducirte tägliche Wachsthumsperiode tritt unter diesen Umständen deutlich hervor. Es zeigt sich im Allgemeinen, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanzen vom Morgen bis zum Abend fortdauernd abnimmt, um dann vom Abend bis zum Sonnenaufgang am andern Morgen wieder bedeutender zu werden. Das Licht übt also einen retardirenden Einfluss auf das Wachsthum aus, während Dunkelheit dasselbe befördert. Man kann diese Thatsache zuweilen schon durch einfache Messung der Grösse des Zuwachses mit Hülfe eines Millimetermaassstabes constatiren; in anderen Fällen muss man sich zur Feststellung der Zuwachsgrösse besonderer, sehr genau arbeitender Apparate, z. B. des Auxanometers, bedienen[2]).

SACHS hatte das Phänomen der durch das Licht inducirten Wachsthumsperiode zunächst für Stengeltheile festgestellt. Die Untersuchungen von PRANTL, VINES sowie STEBLER haben aber ergeben, dass auch das Wachsthum der Blätter sowie der

---

[1]) Literatur: SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 99; PRANTL, ebendaselbst, Bd. 1, pag. 371; STREHL, Untersuchungen über das Längenwachsthum d. Wurzel etc. Inaugural-Dissert., 1874; STEBLER, PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. 11. pag. 47; BARANETZKI, Mémoires de l'academ. imp. de St. Petersb. sér. 7, T. 27, Nr. 2; VINES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag. 114 u. 131; FR. DARWIN. ebendaselbst, pag 521; SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl.

[2]) Abbildungen dieses Apparates sowie anderweitiger findet man bei SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl., pag. 799 und PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 85.

Wurzeln in derselben Weise wie dasjenige der Internodien vom Licht retardirend beeinflusst wird.

Bestimmt man die Zeit, zu welcher das Wachsthum verschiedener Pflanzentheile im Laufe von 24 Stunden am schwächsten, resp. am stärksten ist, so ergiebt sich, dass die täglichen Minima sowie Maxima der Wachsthumsgeschwindigkeit nicht in allen Fällen genau auf die nämlichen Stunden fallen. Ferner ist wichtig, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit einer aus der Finsterniss ans Licht gebrachten Pflanze nicht sogleich ihr Minimum erreicht, und dass die Wachsthumsgeschwindigkeit ebenso nicht sogleich auf ihren Höhepunkt steigt, wenn eine Pflanze ins Dunkle gebracht wird, sondern dass der Einfluss der verminderten Beleuchtungsverhältnisse sich erst allmählich im vollen Umfange geltend macht. Damit im Zusammenhange steht auch die Thatsache, dass Pflanzen, die zunächst längere Zeit unter normalen Verhältnissen, d. h. unter dem Einfluss des Wechsels von Tag und Nacht vegetirt haben, das Phänomen der täglichen Wachsthumsperiode noch mehr oder minder lange Zeit erkennen lassen, wenn sie fortan in constanter Finsterniss verweilen. Wir haben es hier mit einer deutlich erkennbaren Nachwirkungserscheinung zu thun, und BARANETZKY fand z. B. die Tagesperiode des Stengelwachsthums von *Helianthus tuberosus* im Finstern noch 14 Tage lang anhaltend.

Handelt es sich darum, den retardirenden Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum zu studiren, so kann man auch derartig verfahren, dass man einen Theil der Untersuchungsobjekte kurze Zeit beleuchtet, andere Untersuchungsobjekte aber während der nämlichen Zeit ins Dunkle bringt und in beiden Fällen die Zuwachsgrösse ermittelt. Unter Umständen ist es geboten, die gesammten Beobachtungen an ein und demselben Pflanzentheil, den man bald ins Dunkle bringt, bald dem Einfluss des Lichtes aussetzt, vorzunehmen. So fand VINES, dass auch das Wachsthum einzelliger Pilze *(Phycomyces nitens)* retardirend durch das Licht beeinflusst wird. Analoge Ergebnisse haben anderweitige Beobachtungen geliefert, und es verdient hier noch besonders auf das Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile hingewiesen zu werden, indem MÜLLER (Thurgau) WIESNER, sowie FR. DARWIN (der letztere experimentirte z. B. mit den negativ heliotropischen Keimwurzeln von *Sinapis alba)* gefunden haben, dass das Wachsthum derselben ebenso wie dasjenige positiv heliotropischer Organe unter sonst gleichen äusseren Bedingungen im Licht schwächer als im Finstern ist.[1])

Es kann mit aller Bestimmtheit ausgesprochen werden, dass nicht sämmtliche Strahlengattungen des gemischten weissen Lichtes in der nämlichen Weise hemmend auf das Wachsthum einwirken; vielmehr lassen die allerdings noch nicht sehr zahlreichen Untersuchungen erkennen, dass insbesondere die stärker brechbaren Strahlen das Wachsthum verlangsamen, während die weniger brechbaren Strahlen einen ähnlichen Einfluss wie Lichtmangel auf das Zellenwachsthum ausüben. VINES fand, dass das Wachsthum des *Phycomyces nitens* erheblich verlangsamt wird, wenn der Pilz den durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak gegangenen Lichtstrahlen ausgesetzt wurde, während das Wachsthum des Pilzes unter dem Einfluss des Lichtes, welches eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali passirt hatte, in ähnlicher Weise wie im Finstern erfolgte. Ebenso giebt

[1]) Vergl. WIESNER (Separatabdruck aus d. 43. Bande d. Denkschriften d. Wiener Akad. pag. 13.) hat gezeigt, wie hier noch bemerkt werden mag, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles im Allgemeinen mit steigender Lichtintensität ab, mit sinkender Lichtintensität aber zunimmt.

SACHS an, dass die Stengeltheile von Keimpflanzen im gemischten gelben Licht Etiolirungsphänomene zeigen, während sie im gemischten blauen Licht ihre normale Länge erreichen. Ich werde ferner weiter unten zeigen, dass auch das Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen der Pflanzentheile vor allem durch die brechbareren Lichtstrahlen vermittelt wird, und man sieht also, dass gerade diejenigen Strahlen des Sonnenlichtes für das Wachsthum die hervorragendste Bedeutung besitzen, welche für die rein chemischen Processe in der Pflanzenzelle (Assimilation, Chlorophyllbildung) von untergeordneter Wichtigkeit erscheinen. Ich will noch erwähnen, dass der retardirende Einfluss der brechbaren Strahlen auf das Wachsthum sich auch dann geltend macht, wenn es nicht an hinreichenden Mengen plastischer Stoffe, die für die Zwecke des Wachsthums verwerthet werden können, mangelt.

Handelt es sich um die Beantwortung der Frage, weshalb die Lichtstrahlen und insbesondere die brechbaren Strahlen hemmend auf das Wachsthum einwirken, so ist zu bemerken, dass die Verlangsamung des Wachsthums einzelliger Pflanzen, aus einer Zellenreihe bestehender Organe, sowie complicirter gebauter Pflanzentheile zu Stande kommen kann, indem die Lichtstrahlen in irgend einer Weise die Widerstandsfähigkeit der Hautschicht des Protoplasma beeinträchtigen. Die Hemmung des Wachsthums der Pflanzentheile durch das Licht kann aber, abgesehen von dem soeben erwähnten Momente, überdies noch durch Verminderung der Turgorkraft der Zellen herbeigeführt werden. A. MAYER sowie KRAUS[1]) haben wenigstens constatiren können, dass die Acidität des Saftes der Blätter verschiedener Pflanzen zur Zeit der Nacht eine grössere als am Tage ist, und diese Thatsache lässt auf eine Steigerung der Turgorkraft des Zellinhaltes durch Dunkelheit, sowie auf eine Verminderung derselben durch Lichtwirkung schliessen.

Untersucht man den Verlauf des Wachsthums an solchen Pflanzentheilen, die im Freien gewöhnlichen Vegetationsbedingungen ausgesetzt sind, so ist gar nicht zu erwarten, dass die durch das Licht inducirte Tagesperiode des Zuwaches stets deutlich hervortritt. Der Wachsthumsprocess wird ja nicht allein von der Lichtwirkung als solcher, sondern überdies von einer ganzen Reihe anderweitiger Factoren, zumal den herrschenden Temperatur- sowie Feuchtigkeitsverhältnissen, beeinflusst. Wenn also auf eine relativ kühle Nacht ein warmer, regnerischer Tag folgt, so kann die retardirende Wirkung des Lichtes während dieses Tages vollkommen unkenntlich werden. Der Zuwachs ist in der Nachtzeit trotz der Dunkelheit der niederen Temperatur wegen ein geringfügiger; er wird in unserem Specialfalle am Tage viel erheblicher, weil die Pflanze nun günstigeren Temperatur- sowie Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt ist, und die Verlangsamung des Wachsthums durch das Licht tritt gar nicht hervor.

§ 39. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. a) Zur Orientirung. Wenn Pflanzentheile von allen Seiten gleichmässig beleuchtet werden, so ist keine Veranlassung zur Entstehung heliotropischer Krümmungen gegeben. Bei einseitiger Beleuchtung treten aber Krümmungen auf, und die tägliche Erfahrung lehrt schon, dass die im Zimmer cultivirten Gewächse sich sehr häufig dem Licht zuwenden. Es existiren aber auch Pflanzentheile, die sich vom Licht abwenden. Man unterscheidet daher zwischen positiv und negativ heliotropischen Pflanzentheilen. Bei den ersteren verlängert sich die vom Licht abgewendete Seite beträchtlicher als die entgegengesetzte und wird

[1]) KRAUS, Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Sitzung v. 13. März 1880.

convex, so dass die Spitze des Organs mehr und mehr in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gelangt. Bei den negativ heliotropischen Pflanzentheilen wird im Gegentheil die direkt vom Licht getroffene Seite convex.

Dass die heliotropischen Erscheinungen als Wachsthumsphänomene aufgefasst werden müssen, unterliegt keinem Zweifel, denn es hat sich gezeigt, dass fast allein die noch nicht ausgewachsenen Regionen eines Pflanzentheiles in der hier in Rede stehenden Weise auf die Lichtwirkung reagiren[1]). Ueberdies ist nachgewiesen, dass kräftig heliotropisch gekrümmte Pflanzentheile ihre Krümmung, wenn sie in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, keineswegs völlig verlieren[2]).

Positiv heliotropisch verhalten sich namentlich die meisten Stengel- sowie Blattgebilde. Auch viele Wurzeln, z. B. diejenigen von *Zea Mays*, *Lemna*, *Cucurbita*, sowie die Fruchtträger von Pilzen[3]), (*Philobolus crystallinus* etc.) sind positiv heliotropisch. Als negativ heliotropische Pflanzentheile sind die folgenden zu nennen. Hypocotyles Stengelglied von *Viscum album*, ältere, fast ausgewachsene Internodien von *Hedera Helix* und *Tropaeolum majus* (?), basale Rankentheile von *Vitis vinifera* sowie *Ampelopsis quinquefolia*, Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen, Wurzeln von Cruciferen (z. B. *Brassica Napus*, *Sinapis alba*). Auch die Wurzelhaare der *Marchantia* wenden sich bei einseitiger Beleuchtung vom Licht ab. Ein sehr ausgeprägt negativ heliotropisches Verhalten zeigen die Wurzeln von *Chlorophytum Gayanum*.

Die Fähigkeit der Pflanzentheile, heliotropische Krümmungen unter dem Einfluss des Lichtes zur Geltung zu bringen, ist quantitativ eine sehr verschiedene. Manche Organe erfahren sehr bedeutende, andere nur schwache heliotropische Krümmungen, und vielleicht sind die Stengel verschiedener *Verbascum*-Arten gar nicht heliotropisch[4]).

b) Historische Notizen. — Nachdem schon BONNET, DU HAMEL sowie einige andere Beobachter Angaben über das heliotropische Verhalten der Pflanzen gemacht hatten, untersuchte namentlich DE CANDOLLE[5]) die bezüglichen Phänomene specieller. Dieser Forscher berücksichtigte den negativen Heliotropismus sehr wenig, dagegen hat er versucht, das Zustandekommen der Krümmungen positiv heliotropischer Pflanzentheile zu erklären. Einseitig beleuchtete Pflanzen zersetzen auf der vom Licht abgewendeten Seite weniger Kohlensäure als auf der unmittelbar von den Lichtstrahlen getroffenen. Die Schattenseite der Organe »bindet weniger Kohlenstoff, und wird folglich auch weniger schnell fest.« Die Krümmung soll durch das zumal in Folge des angedeuteten Verhältnisses zu Stande kommenden bedeutenderen Längenwachsthums der Zellen der Schattenseite und des geringeren Längenwachsthums der Zellen der Lichtseite der Pflanzentheile verursacht werden. DUTROCHET[6]) wandte dem Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile specielle

---

[1]) Vergl. MÜLLER (Thurgau), Flora 1876. pag. 69. Uebrigens sei bemerkt, dass es auch einige ausgewachsene Pflanzentheile giebt (Blattgelenke von Leguminosen und Oxalideen), welche zu Bewegungen befähigt sind, die den mit Wachsthum verbundenen heliotropischen Bewegungen äusserlich gleichen. Vergl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag. 308.

[2]) Vergl. H. DE VRIES, landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 503.

[3]) Vergl. WIESNER: Denkschriften d. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 43. Sonderabdruck pag. 85.

[4]) Vergl. WIESNER: Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. 1881. pag. 40.

[5]) Vergl. DE CANDOLLE, Physiologie végétale. Deutsch von RÖPER. 1835. Bd. 2. pag. [illegible]

[6]) Vergl. DUTROCHET, Mémoire pour servir etc. 1837. Bd. 2. pag. 60.

Aufmerksamkeit zu, und GARDNER[1]) beschäftigte sich unter anderem mit den Beziehungen zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und der heliotropischen Phänomene.

Von grosser principieller Bedeutung ist die Entdeckung HOFMEISTER's[2]) geworden, dass auch solche Organe, welche, wie z. B. die Stengel von *Nitella*, nur aus einer Zellenreihe bestehen, positiv heliotropischer Krümmungen fähig sind. Ebenso sind HOFMEISTER's Angaben über den Heliotropismus der Pilze und Moose von Wichtigkeit.

In neuerer Zeit sind die heliotropischen Erscheinungen namentlich von SACHS[3]), FRANK[4]), DE VRIES[5]), N. I. C. MÜLLER[6]), WOLKOFF[7]), MÜLLER (Thurgau)[8]), PFEFFER[9]) DARWIN[10]), WIESNER[11]) und G. KRAUS[12]) studirt worden. Ich gehe hier nur auf einige Beobachtungsresultate dieser Forscher ein, da sich uns weiter unten Gelegenheit bieten wird, die werthvollsten Angaben derselben specieller zu berücksichtigen.

Auf FRANK's Lehre vom Transversalheliotropismus komme ich im nächsten Abschnitt eingehender zurück; hier sei nur angedeutet, dass FRANK's Lehre von H. DE VRIES mit Erfolg bekämpft worden ist, indem dieser Forscher namentlich auf jene die normale Stellung der Pflanzentheile im hohen Grade beeinflussenden, von FRANK aber nicht berücksichtigten spontanen Nutationen der Organe hingewiesen hat.

Nach der Ansicht von WOLKOFF ist der negative Heliotropismus nur eine specielle Form des positiven Heliotropismus, und zwar gelangte der genannte Beobachter zumal unter Berücksichtigung gewisser Eigenthümlichkeiten negativ heliotropischer Wurzeln zu einer derartigen Auffassung. Die Wurzeln sind an ihren wachsenden Enden häufig im hohen Grade durchscheinend, und die auf diese von einer Seite her einwirkenden Lichtstrahlen können derartig gebrochen werden, dass sie auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite des Organs eine intensivere Beleuchtung des Gewebes als auf der Lichtseite erzeugen. Die Zellen dieser letzteren sollen nun, eben weil sie weniger beleuchtet sind, gerade so wie die Zellen der Schattenseite positiv heliotropischer Pflanzentheile, lebhafter wachsen als diejenigen der von der Lichtquelle abgewendeten Seite und dadurch, die negativ heliotropische Krümmung des Organes verursachen. SACHS (Lehrbuch, 1874, pag. 810) hat aber darauf aufmerksam gemacht, was mit WOLKOFF's Auffassungsweise gar nicht in Einklang zu bringen ist, dass positiv heliotropische Wurzeln ganz ähnliche Lichtbrechungserscheinungen wie negativ heliotropische erkennen lassen.

DARWIN betrachtet die heliotropischen Erscheinungen nur als specielle Form

---

1) Vergl. GARDNER, Frorieps Notizen. 1844. Bd. 30. pag. 161.

2) Vergl. HOFMEISTER, die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. pag. 288.

3) Vergl. SACHS, Botanische Zeitung, 1864. pag. 353; Handbuch der Experimentalphysiologie; Lehrbuch d. Botanik.

4) Vergl. FRANK, Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870; Botan. Zeitung. 1873.

5) Vergl. H. DE VRIES, Arb. d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 223; Flora, 1873.

6) N. I. C. MÜLLER, Botan. Untersuchungen, Bd. 1. pag. 57.

7) Vergl. WOLKOFF, SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. pag. 810.

8) Vergl. MÜLLER (Thurgau), Flora, 1876. pag. 65.

9) Vergl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen, 1877. pag. 207.

10) Vergl. DARWIN, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881.

11) Vergl. WIESNER, Denkschriften d. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 39 u. 43; das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881.

12) Vergl. KRAUS, Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. 15. Sonderabdruck. pag. 41.

der den Pflanzen nach seiner Ansicht allgemein eigenthümlichen Circumnutationen. Nach DARWIN können auch Pflanzentheile heliotropische Krümmungen erfahren, welche, allein einseitig vom Licht getroffen, keine Krümmungen zeigen, wenn dieselben in Verbindung mit direct heliotropischen Geweben stehen. Die Wirkung des Lichtes auf diese letzteren pflanzt sich einem Reize gleich auf jene ersteren fort und bewirkt deren Krümmung selbst dann, wenn dieselben gar nicht beleuchtet sind. WIESNER hat die Unhaltbarkeit der Anschauungen DARWIN's dargethan. Derselbe zeigte ferner (Bewegungsvermögen d. Pflanzen, pag. 72.) dass auch heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile sich nur dann heliotropisch krümmen, wenn sie direkt beleuchtet werden. Bei dem Zustandekommen heliotropischer Krümmungen spielen demnach derartige Reizfortpflanzungen, wie wir sie bei der Besprechung der Bewegungsphänomen der Ranken kennen lernten, keine Rolle.

§ 40. Specielles über das Verhalten heliotropischer Pflanzentheile. — Durch die Untersuchungen über den Heliotropismus ist eine Reihe wichtiger Thatsachen festgestellt worden, welche an dieser Stelle zunächst zur Kenntniss gebracht werden müssen.

1. Es ist bereits im vorigen Pharagraphen angedeutet worden, dass MÜLLER (Thurgau) Untersuchungen über das heliotropische Verhalten der Pflanzen ausgeführt hat, und zwar sind die Resultate derselben um so werthvoller, als der genannte Forscher seine Beobachtungen unter Zuhülfenahme einer sehr brauchbaren Methode anstellte. Werden Stengel in verticaler Stellung einseitig beleuchtet, und macht sich eine positiv heliotropische Krümmung geltend, so wird dadurch die Spitze des Organs sogleich in eine Lage gebracht, in welcher nun auch die Gravitation ihren richtenden Einfluss auf dasselbe ausüben kann. Der Geotropismus wirkt in unserem Falle der heliotropischen Krümmung entgegen. Will man also das Zustandekommen geotropischer Krümmungen bei dem Studium des Heliotropismus ausschliessen, so muss man die Pflanzentheile, wie MÜLLER (Thurgau) dies that, langsam um eine horizontale Achse rotiren lassen, den Apparat aber, um eine einseitige Lichtwirkung auf die Untersuchungsobjecte zu erzielen, so aufstellen, dass die Lichtstrahlen parallel der Rotationsachse einfallen (vergl. § 3). Zunächst interessirt uns hier die Angabe MÜLLER's, dass sich sämmtliche wachsende Regionen eines Stengels an dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen betheiligen. Am empfindlichsten gegen einseitige Beleuchtung sind im Allgemeinen die stärker wachsenden Theile der Stengel, während die Krümmungsfähigkeit nach oben und unten abnimmt. Auf der Licht- sowie Schattenseite eines Stengels von *Valeriana officinalis* wurden von 20 zu 20 Millim. Tuschemarken angebracht, und das Verhalten des Organes untersucht. Die Versuche dauerten 5 Stunden, und die Messungen lieferten nach dieser Zeit die folgenden Werthe:

Länge der Zonen d. Vorderseite. in Millim.	Länge der Zonen d. Hinterseite. in Millim.	Zuwachs d. Vorderseite. in Millim.	Zuwachs d. Hinterseite. in Millim.
20,5	20,7	0,5	0,7
20,7	21,1	0,7	1,1
21,0	21,7	1,0	1,7
21,0	21,9	1,0	1,9
20,9	21,6	0,9	1,6
20,6	21,1	0,6	1,1
20,4	20,7	0,4	0,7
20,1	20,3	0,1	0,3
20,0	20,1	—	0,1
20,0	20,0	—	—

2. Werden gleichartige Pflanzentheile entweder allseitig oder einseitig beleuchtet, so wächst die concav werdende Seite der sich im letzteren Falle heliotropisch krümmenden Organe, wie MÜLLER (Thurgau) fand, auf jeden Fall langsamer als die entsprechende Seite der allseitig beleuchteten Organe. Das Wachsthum der convex werdenden Seite wird bei einseitiger Beleuchtung sehr wahrscheinlich beschleunigt.

3. Weitere Versuche MÜLLER's (Thurgau) ergaben, dass, wenn auf die Vorderfläche eines Stengels Licht einwirkt, die Wirkung um so geringer wird, je kleiner der Winkel ist, den die Lichtstrahlen mit der Längsachse des Stengels bilden. Lichtstrahlen, die auf einen Pflanzentheil parallel der Längsachse desselben einwirken, rufen keine heliotropische Krümmung hervor. Diese letztere macht sich am lebhaftesten geltend, wenn die Lichtstrahlen den Pflanzentheil rechtwinklig zu seiner Längsachse treffen. Es ist hier also eine vollkommene Analogie zwischen dem Verhalten der Pflanzentheile der Gravitation einerseits und dem Licht andererseits gegenüber zu erkennen.

4. Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass ein bestimmter Grad heliotropischer Krümmung im Allgemeinen um so leichter erreicht wird, je intensiver das Licht, dem die Pflanzentheile sich ausgesetzt befinden. WIESNER giebt an, dass Licht von hoher Intensität verlangsamend auf das Zustandekommen heliotropischer Krümmungen einwirkt.

5. Die Untersuchungen von SACHS haben schon zu dem wichtigen Resultate geführt, dass die minder brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes vor allen Dingen das Zustandekommen der rein chemischen Processe im vegetabilischen Organismus (Chlorophyllbildung, Assimilation etc.) vermitteln, während dagegen die Strahlen von hoher Brechbarkeit in erster Linie Bedeutung für die Wachsthumsvorgänge, die Bewegungsprocesse des Protoplasma etc. besitzen. Diese Thatsachen lassen sich leicht constatiren, wenn man das Verhalten der Pflanzen einerseits unter dem Einfluss des Lichtes, welches durch eine Lösung des doppelt chromsauren Kalis hindurchgegangen ist, andererseits in einem Licht untersucht, dass eine Lösung von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak passirt hat. Berücksichtigt man, dass die heliotropischen Erscheinungen als Wachsthumsphänomene aufzufassen sind, so ist von vornherein die grössere Bedeutung der brechbareren Strahlen für ihr Zustandekommen klar, und die speciellen Untersuchungen, die zur Erforschung des in Rede stehenden Verhältnisses ausgeführt worden sind, haben in der That ein Resultat ergeben, welches mit der geltend gemachten Anschauung in Einklang steht.

Ich gehe hier nicht auf ältere Beobachtungen ein, sondern möchte vor allen Dingen auf die Resultate hinweisen, zu denen WIESNER bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes von verschiedener Brechbarkeit auf das Zustandekommen heliotropischer Erscheinungen im Pflanzenreich gelangte. Danach kommt allen Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett mit Ausnahme von Gelb heliotropische Kraft zu. Die grösste heliotropische Kraft ist stets den Strahlen an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett eigenthümlich. Heliotropisch stark krümmungsfähige Organe (z. B. etiolirte Keimstengel von *Vicia)* krümmen sich im objectiven Spectrum am stärksten an der Grenze zwischen Ultraviolett und Violet; von hier sinkt die heliotropische Kraft der Strahlen allmählich bis Grün, im Gelb ist dieselbe gleich Null, beginnt im Orange und steigt continuirlich, um im Ultraroth ein zweites (kleineres) Maximum zu erreichen. Wird eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali hergestellt, welche gar keine chemischen

Strahlen passiren lässt, so zeigt sich, dass auch ein von allen chemischen Strahlen befreites Licht im Stande ist, heliotropische Krümmungen auszulösen. Es ist noch zu bemerken, dass negativ heliotropische Pflanzentheile sich den Strahlen verschiedener Brechbarkeit gegenüber im Allgemeinen ähnlich wie positiv heliotropische Organe verhalten, und dass heliotropisch weniger empfindliche Pflanzentheile unter dem Einfluss des Lichtes von verschiedener Wellenlänge ein etwas anderes Verhalten zeigen, wie dies im Vorstehenden für heliotropisch sehr empfindliche Organe angegeben worden ist.

6. Sehr merkwürdig ist die von Müller (Thurgau) und Wiesner specieller constatirte Thatsache, dass heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile, wenn dieselben zunächst einseitig beleuchtet worden sind, und dann, nachdem höchstens eine schwache heliotropische Krümmung erfolgt ist, ins Finstere gebracht werden, ihre Krümmung beträchtlich steigern. Wir haben es hier mit einem Nachwirkungsphänomen zu thun, welches der von Sachs bei den geotropischen Krümmungen nachgewiesenen Nachwirkung in hohem Grade ähnlich ist.

7. Ich habe feststellen können, dass Pflanzentheile, die sich in einer sauerstofffreien Atmosphäre dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt befinden, keine heliotropischen Krümmungen erfahren.

§ 41. Die Ursachen der heliotropischen Krümmungen. — Bei dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen wird unter dem Einfluss des Lichts eine nicht unerhebliche Arbeitskraft ausgelöst. Dieselbe findet theils zur Leistung innerer Arbeit Verwendung, theils dient sie dazu, äussere Arbeit zu leisten, was sofort klar ist, wenn man bedenkt, dass ein sich heliotropisch krümmender Pflanzentheil andere Pflanzentheile, die mit dem ersteren in organischer Verbindung stehen, in Bewegung zu versetzen im Stande ist.[1])

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst den ja thatsächlich stattfindenden heliotropischen Krümmungen einzelliger oder aus einer Zellenreihe bestehenden Organen zu, so leuchtet von vornherein ein, dass bei diesen eine durch das Licht inducirte Differenz der Turgorkraft auf der direkt beleuchteten und nicht unmittelbar von den Lichtstrahlen getroffenen Seite der Zellen, nicht die Ursache der Krümmungen sein kann, denn eine Veränderung der Turgorkraft würde in diesem Falle einen allseitig gleichartigen Einfluss auf das Wachsthum der Zellen ausüben müssen. Die heliotropische Krümmung einzelliger oder aus einer Zellenreihe bestehender Pflanzentheile kann daher nur durch eine unter der Einwirkung der Beleuchtung zu Stande kommende einseitige Veränderung der Beschaffenheit der gespannten Zellschichten hervorgerufen werden. Dass die Cellulosemembran unmittelbar eine solche Veränderung erleidet, ist sehr unwahrscheinlich, es liegt viel näher anzunehmen, dass das Licht zunächst modificirend auf die vom Turgor gespannten Plasmaschichten einwirkt. Man hat sich vorzustellen, je nachdem man es mit einer positiv oder negativ heliotropischen Zelle zu thun hat, dass entweder die Schatten- oder die Lichtseite der gedehnten Plasmaschichten unter dem Einfluss der einseitigen Beleuchtung eine Verminderung resp. Steigerung ihrer Widerstandsfähigkeit erfährt. Die Widerstände, welche sich dem Ausdehnungsbestreben des Zellinhaltes entgegenstellen, sind in Folge dessen nicht

---

[1]) Viel deutlicher als bei den heliotropischen Krümmungen tritt die Thatsache, dass das Zustandekommen der Wachsthumskrümmungen mit der Leistung äusserer Arbeit verbunden ist, bei den geotropischen Phänomenen hervor. Wenn sich z. B. die Knotengelenke horizontal gelegter Grashalme krümmen, so werden die nicht mehr wachsthumsfähigen Theile der Internodien, die ein bedeutendes Gewicht besitzen, emporgehoben.

mehr, wie bei allseitig gleichartiger Beleuchtung der Zelle, dieselben, sondern auf der einen Seite grösser als auf der andern. Es findet nun thatsächlich eine stärkere Dehnung der dehnbarer gewordenen Plasmaschichten, sowie der diese Schichten unmittelbar berührenden Regionen der Cellulosemembran durch den Turgor statt, und damit ist sofort die Ursache für das Zustandekommen eines lebhafteren Wachsthums dieser Zellhautpartieen, sowie eine heliotropische Krümmung des ganzen Organs gegeben. Bei positiv heliotropischen Zellen wird die Widerstandsfähigkeit der Schattenseite des Protoplasmas, bei negativ heliotropischen Zellen diejenige der Lichtseite desselben unter dem Einflusse einseitiger Beleuchtung vermindert, während in beiden Fällen die Widerstandsfähigkeit der entgegengesetzten Schichten des Protoplasmas eine Erhöhung erfährt.

Wenn wir nunmehr die heliotropischen Krümmungen aus verschiedenen Gewebemassen zusammengesetzter Pflanzentheile ins Auge fassen, so ist zunächst mit Bezug auf das Verhalten der positiv heliotropischen Organe zu bemerken, dass bei diesen das Wachsthum der Zellen der Schattenseite bei einseitiger Beleuchtung vielleicht in Folge einer gesteigerten Turgorkraft um etwas beschleunigt werden kann. Lichtmangel steigert, wie wir bereits in diesem Kapitel gesehen haben, die Turgorkraft der Zellen, aber dass dieser Erhöhung der Turgorkraft höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung bei dem Zustandekommen positiv heliotropischer Krümmungen zuzuschreiben ist, geht aus den folgenden Beobachtungen klar hervor.

Wenn das beschleunigte Wachsthum der convex werdenden Seite heliotropischer Organe wesentlich Folge einer Erhöhung der Turgorkraft der betreffenden Zellen wäre, so müsste bei negativ heliotropischen Pflanzentheilen die Turgorkraft derjenigen Zellen, welche dem Licht unmittelbar ausgesetzt sind, eine Steigerung erfahren. Dies ist aber gewiss nicht der Fall, denn wir wissen heute bestimmt, dass das gesammte Längenwachsthum negativ sowie positiv heliotropischer Organe im Dunkeln energischer als unter dem Einflusse des Lichtes zur Geltung kommt, und es kann ferner mit Gewissheit behauptet werden, dass die Turgorkraft der Zellen negativ sowie positiv heliotropischer Pflanzentheile durch Lichtabschluss erhöht, durch Lichtzutritt aber herabgedrückt wird. Ferner muss hier auf eine Thatsache hingewiesen werden, die, wie ich meine, sehr beachtenswerth ist, aber noch keine gehörige Würdigung seitens der Pflanzenphysiologien erfahren hat.

Es ist bekannt, dass die brechbareren Strahlen des Sonnenlichtes in erster Linie retardirend auf das Wachsthum einwirken, also auch unzweifelhaft besonders geeignet sind, die Grösse der Turgorkraft der Zellen herabzusetzen. Diese brechbareren Strahlen besitzen nun aber für das Zustandekommen der positiv, sowie negativ heliotropischen Krümmungen die grösste Bedeutung.

Nach alledem spielt bei dem Zustandekommen heliotropischer Krümmungen bei den aus verschiedenen Geweben bestehenden heliotropisch krümmungsfähigen Pflanzentheilen die Veränderung der Grösse der Turgorkraft der Zellen auf keinen Fall eine irgendwie erhebliche Rolle. Ich meine vielmehr schon jetzt behaupten zu können, dass die heliotropischen Krümmungen wesentlich Folge einer durch die einseitige Beleuchtung modificirten Widerstandsfähigkeit der vom Turgor der Zellen gedehnten Plasmaschichten sind, und ich hoffe dieser Anschauung alsbald durch experimentelle Untersuchungen eine tiefere Begründung zu verleihen.

Lassen wir weitergehende theoretische Auseinandersetzungen bei Seite, so ist nur noch zu bemerken, dass bei dem Zustandekommen positiv heliotropischer

Krümmungen die den einfallenden Lichtstrahlen zugewendete Region des Plasma der Zellen eine Erhöhung, die entgegengesetzte Region des Plasma aber eine Verminderung der Widerstandsfähigkeit der Turgorkraft gegenüber erfahren wird. Bei constant bleibender Grösse der Turgorkraft werden diejenigen Zellen, deren Schichten jetzt einseitig stärker als vorher gedehnt werden können, eine lebhaftere Turgorausdehnung und somit auch ein gesteigertes Wachsthum erfahren. Wenn die osmotische Saugkraft der in Rede stehenden Zellen vor Beginn der heliotropischen Bewegung noch nicht ihr Maximum erreicht hatte, so kann nun auch eine Wanderung von Wasser aus dem concav werdenden Theil des sich heliotropisch krümmenden Pflanzentheils in den convex werdenden stattfinden, und in der That hat KRAUS eine solche Wasserbewegung für heliotropische Organe ebenso wie für geotropische constatirt. Durch eine derartige Wasserwanderung braucht aber die Grösse der Turgorkraft der Zellen (d. h. die Grösse des Druckes, den der Zellinhalt auf die gespannte Zellschicht ausübt) gar nicht erhöht zu werden; es erleidet vielmehr nur die Turgorausdehnung der Zellen auf der convex werdenden Seite des sich krümmenden Pflanzentheiles eine Steigerung[1]). Die Vorgänge, wie sich dieselben bei einseitiger Beleuchtung in negativ heliotropischen Pflanzentheilen geltend machen, sind nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich[2]).

Fragen wir endlich danach, in welcher Weise die Beeinflussung der Widerstandsfähigkeit des Protoplasmas durch das Licht zu Stande kommt, so sind wir allerdings auf hypothetische Annahmen angewiesen, die nur einen mehr oder minder hohen Grad der Wahrscheinlichkeit für sich haben. Ich stelle mir vor, dass die lebendigen Eiweismoleküle des Plasma, die Lebenseinheiten oder physiologischen Elemente eine polare Beschaffenheit besitzen, und dass das Licht eine richtende Einwirkung auf dieselben auszuüben vermag. Bei Abschluss des Lichtes ist von einer bestimmten Richtung der physiologischen Elemente der vom Turgor gespannten Plasmaschichten keine Rede. Wird eine Pflanze von oben her allseitig gleichartig beleuchtet, so sind die sämmtlichen Elemente mit den gleichnamigen Polen nach aufwärts gerichtet, und die Achsen der Elemente stehen den einfallenden Lichtstrahlen parallel.

Ich nehme weiter an, dass die physiologischen Elemente immer, also auch bei einseitiger Beleuchtung der Pflanzentheile, das Bestreben haben, ihre Achsen parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen, aber ich unterscheide zwischen positiv und negativ heliotropisch physiologischen Elementen. Die ersteren bilden das Plasma der Zellen solcher Pflanzen, welche sich den einfallenden Lichtstrahlen zuwenden, während die letzteren die Bestandtheile des Plasma der sich negativ heliotropisch verhaltenden Pflanzentheile ausmachen. Wird ein positiv heliotropisches Organ einseitig beleuchtet, so wenden die sämmtlichen physiologischen Elemente ihren negativen Pol den einfallenden Lichtstrahlen zu, den positiven Pol aber von diesen ab. Entgegengesetzt verhalten sich hingegen die negativ heliotropischen Lebenseinheiten oder physiologischen Elemente. Diese durch das

---

[1]) Vergl. auch VINES, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 145.

[2]) Die Resultate der Untersuchungen von DE VRIES über das Verhalten heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile bei der Plasmolyse (landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 9, pag. 503) stehen mit den geltend gemachten Anschauungen nicht im Widerspruch, denn dieselben geben einen bestimmten Aufschluss nur über die Betheiligung der Turgorausdehnung, resp. dieser und des Wachsthums an dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen. Ueber die Grösse der Turgorkraft der Zellen der gekrümmten Pflanzentheile lassen die Ergebnisse von DE VRIES dagegen direkt nichts erkennen.

Licht bedingte Lageveränderung der polaren physiologischen Elemente der Plasmaschicht heliotropischer Zellen oder Organe ruft eine Veränderung der Widerstandsfähigkeit der unter dem Einfluss der Turgorkraft gedehnten Plasmaschichten und damit das Zustandekommen heliotropischer Krümmungen hervor.

Ich habe im Vorstehenden zur Erklärung des Lichteinflusses auf die Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten also das Hauptgewicht auf die richtende Wirkung, welche die Lichtstrahlen den heliotropischen Elementen gegenüber geltend machen, gelegt, und ich stimme SACHS[1]) auch völlig bei, wenn er betont, dass seiner Ansicht nach die heliotropischen, die positiven sowie negativen Krümmungen auch dann eintreten würden, wenn die reizbaren Organe vollständig durchsichtig wären.

Die hier über das Zustandekommen des Heliotropismus geäusserten Anschauungen bedürfen natürlich der experimentellen Prüfung, aber dieselben verdienen vielleicht einige Beachtung, da sie eine einheitliche Beurtheilung der mannigfaltigsten Phänomene zulassen, und weil die heliotropischen Bewegungen im Lichte der angedeuteten Hypothese als Specialfälle weit allgemeinerer Bewegungserscheinungen gedeutet werden können.

In der That übt ja das Licht nicht allein einen richtenden Einfluss auf heliotropisch krümmungsfähige, sondern ebenso auf viele andere Zellen aus. Ich habe hier natürlich in erster Linie die Schwärmsporen im Auge, für deren Bewegungsrichtung, wie wir im ersten Theil dieses Systems der Pflanzenphysiologie sahen, das Licht eine so grosse Bedeutung besitzt. Die Lichtstrahlen, und zwar vor allen Dingen fast genau dieselben, welche auch bei dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen in erster Linie betheiligt sind,[2]) wirken, wie anzunehmen ist, in dieser oder jener Weise richtend auf die polaren Lebenseinheiten oder physiologischen Elemente des Plasma der Schwärmer ein. Das Licht verursacht die Bewegung der Schwärmsporen zwar nicht, denn dieselben vermögen sich auch im Finstern zu bewegen, aber die leuchtenden Strahlen bestimmen die Bewegungsrichtung der Schwärmer.

Im Anschluss an die vorstehenden Darstellungen sei noch bemerkt, dass meiner Ansicht nach das Zustandekommen geotropischer Krümmungen in ganz analoger Weise wie dasjenige der heliotropischen Bewegungen erklärt werden kann. Ich nehme an, dass man zwischen positiv sowie negativ geotropischen physiologischen Elementen des Protoplasma zu unterscheiden habe, deren Pole bei Verticalstellung der Pflanzentheile der Spitze, resp. der Basis derselben zugewendet sind, und durch deren unter dem Einfluss der Schwerkraft erzielten Lageveränderung die Widerstandsfähigkeit der in Folge des Turgors gespannten Zellschichten Modificationen erfährt. Mit dieser Anschauung kann auch wohl die bereits früher erwähnte Erfahrung in Einklang gebracht werden, dass die geotropische Krümmung eines Pflanzentheiles um so stärker ausfällt, je mehr sich der Winkel, unter welchem die Gravitation auf das Organ einwirkt, einem rechten nähert (vergl. auch SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag. 240). Ebenso verdient hier mit Bezug auf die geltend gemachten Ansichten über das Zustande-

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 487.

[2]) Vergl. auch STRASBURGER, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. 1878. pag. 71.

kommen der Schwerkraftkrümmungen die von ELFVING[1]) und SCHWARZ[2]) constatirte Thatsache Erwähnung, dass Schwerkraft, resp. Centrifugalkraft keinen merklichen Einfluss auf die Wachsthumsgeschwindigkeit normal gerichteter Pflanzentheile ausüben, wenn sie parallel der Achse derselben wirken. Hingegen fand ELFVING die Wachsthumsgeschwindigkeit der Fruchtträger von *Phycomyces nitens* um etwas verringert, wenn die Pflanzen in umgekehrter Stellung, d. h. mit der Spitze erdwärts gewendet, zum Versuch benutzt wurden.

§ 42. Die durch Licht- sowie Temperaturschwankungen bedingten Bewegungen wachsender Laubblätter und Blüthentheile[3]). Viele Laubblätter und Blüthenblätter lassen Bewegungserscheinungen erkennen, welche weder mit den spontanen Nutationsbewegungen, noch mit den heliotropischen Bewegungen auf eine Stufe gestellt werden können. Die Stellungsänderungen der Laubblätter und Blüthenblätter sind abhängig von dem täglich erfolgenden Wechsel äusserer Bedingungen, sie werden durch den stets wiederkehrenden Wechsel der Beleuchtungs- sowie Temperaturverhältnisse bedingt, und man redet daher von täglichen periodischen Bewegungen, Schlafbewegungen oder mit DARWIN von nyctitropischen Bewegungen der erwähnten Pflanzentheile.

Es ist von vornherein zu betonen, dass sowohl wachsende als auch ausgewachsene Organe zu den in Rede stehenden Bewegungen befähigt sind. Die Grundursachen der Bewegungen sind auch sicher in beiden Fällen der Hauptsache nach dieselben, aber trotzdem scheint es für unsere Zwecke geboten, an dieser Stelle allein die Bewegungsphänome noch wachsender Organe ins Auge zu fassen und erst weiter unten diejenigen der ausgewachsenen Pflanzentheile zu behandeln. Ferner ist zu beachten, dass die täglichen periodischen Bewegungen der Laubblätter sowie Blüthentheile sowohl durch den Wechsel der Beleuchtungs- als auch durch denjenigen der Temperaturverhältnisse hervorgerufen werden können, ja dass zumeist sogar ein bestimmtes Organ für beiderlei Einflüsse gleichzeitig, allerdings in verschieden hohem Grade empfindlich ist. Dieser Umstand lässt es auch wohl berechtigt erscheinen, dass wir den Einfluss der Temperatur auf die Bewegung der Laub- sowie Blüthenblätter erst hier besprechen. Was die Bewegungsphänomene selbst anbelangt, so ist namentlich auf die folgenden Verhältnisse hinzuweisen:

1. Die periodischen Bewegungen der noch wachsthumsfähigen Pflanzentheile kommen in allen Fällen dadurch zu Stande, dass in Folge des Einflusses veränderter Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse die eine der antagonistischen Seiten der dorsiventralen Organe schneller als die andere wächst.

2. Es ist wahrscheinlich, dass die meisten Laubblätter für meteorische Einflüsse reizbar sind; allerdings ist aber der Grad der Reizbarkeit ein äusserst verschiedener. Sicher nachgewiesen ist die Empfindlichkeit der Laubblätter von *Impatiens nolitangere*, Chenopodieen, Solaneen, *Silene*- und *Alsine*-Arten, *Malva rotundifolia*, *Linum grandiflorum* sowie verschiedener Compositen.

3. Die Bewegungen der Laubblätter kommen unter dem Einfluss wechselnder

[1]) Vergl. ELFVING, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen. Helsingfors, 1880.

[2]) Vergl. SCHWARZ, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. 1. pag. 53.

[3]) Literatur: PFEFFER, physiologische Untersuchungen, 1873. pag. 161; die periodischen Bewegungen der Blattorgane, 1875; Pflanzenphysiologie, Bd. 2. pag. 254; BATALIN, Flora, 1873; No. 28 u. 29; SACHS, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. pag. 841; DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881.

äusserer Verhältnisse durch ein lebhafteres Wachsthum der Ober- resp. Unterseite des Blattstieles oder des unteren Theils der Spreite zu Stande; sie werden also nicht durch besonders geformte Organe der Blätter (Blattpolster) vermittelt.

4. Bei einigen Pflanzen erheben sich die Laubblätter in der Nacht, bei andern senken sie sich zu dieser Zeit. Ersteres ist der Fall bei den Blättern von *Chenopodium*, *Brassica*, *Stellaria*, *Linum*, letzteres bei denjenigen von *Impatiens*, *Polygonum*, *Convolvulus*.

5. Die Bewegung der Laubblätter wird in erster Linie durch Schwankungen der Beleuchtungsverhältnisse hervorgebracht; auf Temperaturschwankungen reagiren die in Rede stehenden Organe, soweit bekannt, dagegen nur in geringem Grade.

6. Es giebt eine grosse Anzahl von Blüthen und Blüthenständen, welche durch den Wechsel äusserer Einflüsse zu Bewegungen veranlasst werden und sich im Laufe eines Tages einmal öffnen und einmal schliessen. Die Bewegungen kommen durch Krümmungen der Blumenblätter nach aussen oder innen zu Stande. Das Schliessen sowie Oeffnen der Blüthenstände von Compositen wird durch Bewegungen der Einzelblüthen vermittelt.

7. Genauer studirt sind die Bewegungsphänomene der Blüthen von *Crocus*, *Tulipa*, *Colchicum*, *Ornithogalum*, *Anemone*, *Ranunculus*, *Nymphaea*, *Taraxacum*, *Leontodon*, *Calendula*, *Bellis* etc.

8. Die Bewegungen der Blüthen werden nicht durch besondere Organe vermittelt, sondern sie kommen dadurch zu Stande, dass eine bestimmte Region der Blumenblätter, welche gewöhnlich in der basalen Hälfte derselben liegt, in Folge der Wirkung meteorischer Einflüsse bald auf der Ober- bald auf der Unterseite stärker wächst.

9. Die meisten Blüthen öffnen sich am Morgen oder doch im Laufe des Tages mit steigender Temperatur und Lichtintensität; einige Blüthen öffnen sich aber am Abend (*Nymphaea Lotus*, *Oenothera biennis*).

10. Die Blüthen, welche Oeffnungs- sowie Schliessungsbewegungen ausführen können, sind sowohl für Schwankungen der Lichtintensität als auch für Temperaturänderungen empfindlich. Manche Blüthen (*Crocus*, *Tulipa*) reagiren aber in erster Linie auf Schwankungen der Temperatur; andere (*Oxalis*, *Nymphaea alba*, *Calendula officinalis*, *Taraxacum*, *Leontodon hastilis*) sind besonders empfindlich veränderten Beleuchtungsverhältnissen gegenüber.

11. Die Empfindlichkeit der Crocusblüthen verändeter Temperatur gegenüber ist so gross, dass dieselben sich bei Temperaturschwankungen von 5° C. schon in 8 Minuten völlig öffnen oder schliessen. Man kann übrigens nachweisen, dass die Crocusblüthen schon für Temperaturschwankungen von 0,5° C. empfindlich sind.

12. Die Bewegungen der Laub- sowie Blumenblätter unter dem Einfluss wechselnder äusserer Verhältnisse treten nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen hervor. Unterhalb einer bestimmten Temperatur (dem Temperaturminimum) gehen die Organe in den Zustand der Kältestarre über; oberhalb eines bestimmten Temperaturgrades (dem Temperaturmaximum) gerathen sie in den Zustand der Wärmestarre. Ferner ist zu bemerken, dass ein gewisses Maass der Turgescenz der Zellen der reizbaren Organe für das Zustandekommen der Bewegungen als unerlässlich erscheint.

Was die Mechanik der durch einen Wechsel der Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufenen Bewegungen der Laubblätter und Blüthen-

theile anbelangt, so will ich, ohne auf Details Rücksicht zu nehmen, allein die principiell bedeutungsvollen Gesichtspunkte hervorheben.

Da die neueren Untersuchungen mit Sicherheit dargethan haben, dass die in Rede stehenden Bewegungen der Blattgebilde wesentlich Folge eines unter dem Einflusse äusserer Umstände veränderten Wachsthums derselben sind, so liegt die Vermuthung nahe, wonach Schwankungen der Beleuchtungs- sowie Temperaturverhältnisse eine absolute Beschleunigung des Wachsthums der einen der antagonistischen Seiten der Organe und eine absolute Verlangsamung des Wachsthums der anderen herbeiführen. Diese Anschauung muss aber unter Berücksichtigung der Ergebnisse, zu denen PFEFFER bei seinen ausführlichen Untersuchungen gelangte, als eine unrichtige bezeichnet werden. Die veränderten äusseren Umstände beeinflussen nämlich das Wachsthum der beiden antagonistischen Seiten der reizbaren Laub- sowie Blüthenblätter gleichsinnig, aber ungleich schnell. Wird z. B. der Wachsthumsmodus einer Blüthe, welche in Folge von Verdunkelung eine Schliessungsbewegung ausführt, untersucht, so ergiebt sich folgendes. Die Verfinsterung ruft zunächst ein beschleunigtes Wachsthum der Aussenseite (Unterseite) der Blumenblätter hervor, während die Innenseite (Oberseite) derselben zunächst nicht, oder nur sehr unbedeutend wächst. Verharrt die Blüthe jetzt fernerhin im Dunkeln, so macht sich allmählich ein lebhafteres Wachsthum der Innenseite der Blumenblätter geltend, während die Aussenseite derselben sich nicht oder nicht erheblich verlängert.

Die durch die Verfinsterung der Blüthe herbeigeführte Receptionsbewegung hat erst mit dieser der Schliessungsbewegung folgenden Oeffnungsbewegung ihr Ende erreicht, und die Untersuchung ergiebt nun, dass die wachsthumsfähige Zone der Blumenblätter nach Rückkehr derselben in ihre Ausgangslage sich erheblicher verlängert hat, als es ohne Bewegung der Fall gewesen sein würde. Verdunkelung beschleunigt also das Wachsthum der beiden antagonistischen Seiten der bewegungsfähigen Organe, aber diese Wachsthumsbeschleunigung macht sich zunächst auf der einen, erst später auf der anderen Seite geltend. Ueber den Einfluss des Lichtes sowie der Temperaturverhältnisse auf das Wachsthum der Laub- und Blüthenblätter will ich mich hier nicht specieller aussprechen, sondern verweise den Leser auf PFEFFER's Mittheilungen selbst. Es sei nur noch bemerkt, dass den gesammten hier erwähnten Veränderungen der Wachsthumsgeschwindigkeit der bewegungsfähigen Pflanzentheile unzweifelhaft entsprechende Veränderungen der Turgorausdehnung der Zellen vorausgehen.

Werden Pflanzen, deren im Wachsthum begriffene Blattorgane zu periodischen Bewegungen befähigt sind, nachdem dieselben zunächst gewöhnlichen Vegetationsbedingungen ausgesetzt waren, in constante Finsterniss gebracht oder ununterbrochen beleuchtet, so verschwindet die tägliche Bewegung keineswegs sofort, sondern bleibt oft noch mehrere Tage lang unter allmählicher Verminderung der Amplitude bestehen. Wir haben es hier also mit einer Nachwirkungserscheinung zu thun, die aber nach längerer oder kürzerer Zeit, indem die Blattorgane bewegungslos werden, völlig verschwindet. Werden diese durch Verweilen im Dunkeln oder bei continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanzen einer einmaligen Beleuchtung, resp. Verfinsterung ausgesetzt, so führen dieselben neue Receptionsbewegungen sowie Nachwirkungsbewegungen aus.

Die Oeffnungs- sowie Schliessungsbewegungen, welche die Laubblätter und Blüthentheile der unter gewöhnlichen Umständen vegetirenden Pflanzen ausführen, kommen nach dem Gesagten durch Zusammengreifen der Nachwirkungs-

bewegungen und neuer, durch den Wechsel der Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse erzielter Receptionsbewegungen zu Stande.

§ 43. Einige weitere Wirkungen des Lichts auf das Pflanzenwachsthum. — Das Flächenwachsthum sowie die Theilungsvorgänge der Zellen vieler Pflanzen können bei völligem Lichtabschluss zur Geltung kommen, und mit Bezug auf diese Verhältnisse ist namentlich auf jene Erfahrungen hinzuweisen, welche man bei dem Studium des Etiolements zu sammeln Gelegenheit hat. Ebenso können die Zellen des Cambiums unserer Bäume, welche durch das Vorhandensein des Hautgewebes vor den Lichtstrahlen geschützt sind, in völliger Dunkelheit wachsen und sich theilen. Es versteht sich dabei übrigens von selbst, dass die Wachsthumsphänomene allein unter der Voraussetzung, dass es den Zellen nicht an hinreichenden Quantitäten plastischer, für den Zweck des Wachsthums verwerthbarer Stoffe mangelt, im Dunkeln zu Stande kommen können.

Für eine Reihe von Pflanzentheilen hat man nun aber, wie zu erwähnen ist, den Nachweis geliefert, dass dieselben bei Lichtabschluss nur sehr unvollkommen oder gar nicht zu wachsen vermögen. Ich mache hier noch einmal auf das eigenthümliche Verhalten der sich im Dunkeln ausbildenden Blätter dicotyler Gewächse aufmerksam, die unter solchen Umständen alsbald zu wachsen aufhören, aber, wenn sie durch kurz dauernde Beleuchtung in den Zustand des Phototonus versetzt worden sind, fernerhin selbst im Finstern beträchtlich weiter wachsen. STEBLER[1]) hat gezeigt, dass die Samen mancher Gräser, namentlich diejenigen der *Poa*-Arten, bei Lichtzutritt weit besser als im Dunkeln zu keimen vermögen, während das Licht die Keimung vieler Samen allerdings nicht beeinflusst. Nach LEITGEB[2]) keimen die Sporen der Lebermoose und nach BORODIN[3]) diejenigen der Farne nur bei Lichtzutritt, nicht im Dunkeln. Ebenso hat man ermittelt, dass das hypocotyle Glied von *Viscum album* nur bei Lichtzutritt zu wachsen vermag.[4]) Die vorstehenden Angaben lassen demnach erkennen, dass der Wachsthumsprocess im Allgemeinen unter sonst geeigneten Bedingungen im Finstern erfolgen kann; nur in bestimmten Fällen ist das Licht für das Zustandekommen des Wachsthums erforderlich. Es ist übrigens wahrscheinlich, dass den Lichtstrahlen auch hier nur eine indirekte Bedeutung für das Wachsthum zukommt, indem erst unter ihrer Vermittelung die für das Wachsthum der Zellen verwerthbaren Substanzen gebildet werden.

Welche Ursachen der Erscheinung zu Grunde liegen, dass die Lichtstrahlen hemmend auf die Wurzelbildung vieler Gewächse einwirken,[5]) ist nicht bekannt. Ferner ist es auch beachtenswerth, dass sich die Zellen verschiedener Algen (*Spirogyra*, *Ulothrix* etc.) vorwiegend zur Zeit der Nacht theilen.[6])

---

1) Vergl. STEBLER, Botan. Zeitung. 1881. pag. 469.

2) Vergl. LEITGEB, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 74. 1. Abthl. pag. 425.

3) Vergl. BORODIN, Mélanges biologiques. Petersbourg, 1867. B. 6.

4) Vergl. WIESNER, Sonderabdruck aus d. 43. Bd. d. Denkschriften der Akadem. d. Wissensch. zu Wien. pag. 17.

5) Vergl. VÖCHTING, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, 1878. pag. 146.

6) Am Schluss der Darstellungen über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf das Pflanzenwachsthum sei noch bemerkt, dass über eine Einwirkung der Elektricität sowie des Magnetismus auf dasselbe nichts Sicheres bekannt ist.

Vierter Abschnitt.
Die natürliche Richtung der Pflanzentheile.
Erstes Kapitel.
Die Anisotropie und die Festigung der Pflanzentheile.

§ 44. Die Anisotropie der Pflanzentheile. — Der Eindruck, den eine Pflanzenform auf den Beschauer macht, wird, abgesehen von den Dimensionsverhältnissen des Gewächses sowie von anderweitigen Momenten, wesentlich durch die von den einzelnen Gliedern der Pflanzen eingeschlagene Wachsthumsrichtung bestimmt. Diese letztere ist aber ihrerseits zum Theil abhängig von inneren, zum Theil von äusseren Wachsthumsbedingungen, was schon sofort einleuchtet, wenn man bedenkt, dass verschiedene Glieder eines und desselben Organismus sich selbst dem Einfluss gleicher äusserer Kräfte gegenüber aus inneren Ursachen keineswegs gleichartig verhalten. Diese verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber bezeichnet SACHS[1]) treffend als Anisotropie der Pflanzentheile.

So sind z. B. der aufrecht wachsende Hauptstamm und die abwärts wachsende Hauptwurzel einer Pflanze unter einander anisotrop; ebenso die Hauptwurzel und ihre schiefen oder horizontalen Nebenwurzeln. Auch die aufrechten Fruchtträger und das horizontal oder abwärts wachsende Mycelium eines Mucor sind unter einander anisotrop.

Es erscheint nun zweckmässig, die anisotropen Pflanzentheile mit SACHS (vergl. dessen soeben citirte Abhandlung) in folgender Weise zu classificiren:

Orthotrop werden solche Pflanzentheile genannt, die sich, wie die Hauptstämme, Hauptwurzeln, einige Blattstiele, unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen vertical stellen. Die orthotropen Theile sind im Allgemeinen radiär gebaut, und sie besitzen im Allgemeinen äusseren Einflüssen gegenüber (Licht Schwerkraft etc.) eine um ihre Längsachse herum allseitig gleiche Reactionsfähigkeit[2]).

Diejenigen Theile einer Pflanze, welche nicht orthotrop sind, sondern unter dem Einfluss gleicher äusserer Verhältnisse keine verticale Richtung annehmen, werden nun im Gegensatz zu jenen ersteren als plagiotrop bezeichnet (schiefe oder horizontale Aeste, Nebenwurzeln, Blätter etc). Alle dorsiventralen Organe, d. h. solche, welche eine Rücken- und eine Bauchseite unterscheiden lassen, wie es z. B. beim Thallus der Marchantien und den meisten Laubblättern der Fall ist, sind zugleich plagiotrop. Dagegen lassen z. B. die Blätter der Irisarten erkennen, dass nicht alle bilateralen Pflanzentheile plagiotrop sind.

Der radiäre oder dorsiventrale Bau eines Pflanzentheils, der, wie im Vorstehenden angegeben worden ist, im Allgemeinen maassgebend für das orthotrope oder plagiotrope Verhalten desselben erscheint, wird theils durch äussere Umstände, theils durch innere Wachsthumsursachen inducirt, und es ist eine wichtige Aufgabe der Physiologie den bezüglichen Verhältnissen genauer nachzugehen. Uebrigens verdient hier die Thatsache noch besonderer Erwähnung, dass die radiär gebauten Organe zwar im Allgemeinen, aber nicht immer, zugleich ortho-

[1]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 226.

[2]) Bei einseitigem Einflusse äusserer Kräfte auf normal orthotrope Pflanzentheile können dieselben natürlich auch schiefe Stellungen annehmen.

trop sind. Dies zeigt sich namentlich dann, wenn ein radiär gebauter Pflanzentheil z. B. sowohl auf den Einfluss des Lichtes als auch auf denjenigen der Gravitation reagirt; er kann in diesem Falle orthotrop oder plagiotrop werden. Ich komme im nächsten Kapitel specieller auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass ein radiär gebauter Pflanzentheil, wenn derselbe, wie es z. B. bei den meisten Hauptstämmen der Fall ist, zugleich ein stark negativ geotropisches und positiv heliotropisches Verhalten zeigt, orthotrop werden muss, während ein negativ geotropisches und zugleich negativ heliotropisches Verhalten radiär gebauter Pflanzentheile zum Plagiotropismus derselben führt.

§ 45. Die Festigung der Pflanzentheile. a) Allgemeines. Es ist natürlich von grosser Wichtigkeit für die Pflanzentheile, dass dieselben in den Stand gesetzt werden, äusseren Eingriffen widerstehen und ihre Gestaltungen bewahren zu können. Die Pflanzen haben sich daher im Kampfe ums Dasein mannigfaltige Mittel, die in ihrer Organisation und in ihrem physiologischen Verhalten zum Ausdruck gelangen, erworben, um in dieser Beziehung gesichert zu sein. Ziehen wir zunächst solche unmittelbar ins Auge fallende Mittel in Betracht, so ist auf das Vermögen vieler Gewächse hinzuweisen, sich mit Hülfe von hakenartigen Organen, Haftwurzeln oder Ranken aufrecht zu erhalten. Ebenso dienen die Schlingbewegungen vieler Pflanzentheile demselben Zweck, und viele submerse Wasserpflanzen sind in Folge eines specifischen Gewichts, welches geringer als dasjenige des Mediums ist, in welchem sie leben, vor dem Umsinken geschützt.

Von ganz besonderem Interesse ist hier aber die Frage, welchen Momenten die sich ohne Stützen über die Bodenoberfläche erhebenden Pflanzentheile und ebenso die im Boden fortwachsenden Pflanzenorgane ihre Widerstandsfähigkeit verdanken, denn es bedarf offenbar sehr wirksamer Mittel, um z. B. die dem Anprall des Sturmes ausgesetzten Bäume vor der Entwurzelung und die Stämme und Stengel grösserer oder kleinerer Gewächse vor dem Umfallen oder dem Einknicken unter der Last, welche sie zu tragen haben, zu schützen.

Die Biegungsfestigkeit, Zugfestigkeit und Druckfestigkeit, welcher die Pflanzen bedürfen, wird durch das Zusammenwirken einer Reihe von Momenten herbeigeführt, von denen bald dieses, bald jenes in erster Linie wirksam erscheint. Es sei hier betont, dass in vielen Fällen schon der Turgor der Zellen als ein sehr bedeutungsvolles Mittel zur Festigung der Pflanzentheile aufgefasst werden muss, und wir sehen ja in der That, dass turgescirende Gewebemassen steif und widerstandsfähig sind, während sie durch Wasserverlust schlaff werden. Sehr allgemein spielen aber die mechanischen Elemente der Gewächse neben der Turgescenz der Zellen oder allein eine sehr wichtige Rolle bei dem Zustandekommen der Festigung der Pflanzentheile.

Das mechanische System.[1]) b) Diejenigen Elemente, aus denen das zur Festigung der Pflanzen dienende mechanische System derselben zusammengesetzt ist, dessen Bedeutung für den Organismus zuerst von SCHWENDENER in ausgedehntem Maasse gewürdigt worden, sind im Allgemeinen von dickwandiger und sehr widerstandsfähiger Beschaffenheit. Diese mechanischen Elemente werden als

[1]) Literatur: SCHWENDENER, Das mechanische Prinzip im anatomischen Baue d. Monocotylen etc., 1874; HABERLANDT, Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems d. Pflanzen. 1879; AMBRONN, PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. 12; REINKE, Lehrb. d. allgem. Botanik, POTONIÉ, Sammlung gemeinnütziger wissensch. Vorträge. Herausg. von VIRCHOW und HOLTZENDORFF, XVI. Ser. H. 382.

Stereiden, die Gewebemassen aber, welche durch Vereinigung der Stereiden entstehen, als Stereome bezeichnet. In den höheren Gewächsen ist die physiologische Arbeitstheilung so weit fortgeschritten, dass keineswegs die sämmtlichen vorhandenen Zellen die nämlichen Functionen zu erfüllen haben. Gewisse Zellen schützen den Organismus vor zu starker Transpiration, andere sind assimilatorisch thätig, andere dienen zumal der Leitung plastischer Stoffe und wieder andere sind vor allem als Bestandtheile des Skeletes von Bedeutung etc. etc.[1]) Diese letzteren werden aber als Stereiden bezeichnet, und es kommen hier die Collenchymzellen (dieselben sind namentlich für die Festigung noch lebensthätiger, wachsender Pflanzentheile von Wichtigkeit) die Tracheiden, die Libriformfasern sowie die Bastfasern in Betracht.

Die Festigkeit der Stereomzellen ist eine sehr bedeutende; ein Faden frischer Bastzellen von 1 Quadratmillim. Querschnitt vermag z. B., ohne zu zerreissen und ohne dass seine Elasticitätsgrenze überschritten würde, ein Gewicht von 15 bis 25 Kilogr. zu tragen. Das Tragvermögen des stärksten Stereoms steht demnach jenem des Eisens nicht nach.

Es ist nun von sehr hervorragendem Interesse, wie zumal SCHWENDENER eingehend nachweist, dass die Anordnung der Stereiden in den Pflanzen derselben Regel folgt, welche auch von den Technikern bei der Construktion des Gebälkes eines Hauses, eines Thurmes oder einer Brücke in Betracht gezogen werden. Dabei wird in allen Fällen das Ziel verfolgt, die erforderliche Festigkeit mit einem möglichst geringen Aufwand von Material herzustellen.

Denken wir uns eine vertikal stehende Construktion, die mit dem einen Ende in der Erde steckt, an deren oberen Ende aber ein Tau angebracht ist, so muss dieselbe, wenn sie einem seitlichen Zuge ausgesetzt wird, biegungsfest sein, um der Zugkraft Widerstand leisten zu können. Es ist klar, dass vor allem die der Zugstelle zugewandte und die gegenüberliegende Fläche der Construktion dem Angriff der Zugkraft ausgesetzt sind, und daher muss bei der Herstellung einer Construktion, die biegungsfest sein soll, zumal darauf geachtet werden, dass einerseits die Zuggurtung, andererseits die Druckgurtung derselben aus möglichst widerstandsfähigem Material angefertigt werde, während es genügt, als Verbindungsmittel (Füllung) der Gurtungen ein Gitterwerk zu verwenden. Der Querschnitt einer bigungsfesten Construction, wie wir dieselbe hier im Sinne haben, kann durch ein doppeltes T (I) dargestellt werden, weshalb man kurzweg von T-Trägern redet. Werden mehrere T-Träger vereinigt, welche die zwischen den Gurtungen vorhandene Füllung gemeinsam haben, so resultirt eine Construction, die nicht, wie die erwähnte, nur einseitig biegungsfest erscheint, sondern allseitig biegungsfest sein kann.

Es ist hier nicht der Ort, im Speciellen auf die Anordnung der Stereiden in einseitig oder allseitig biegungsfesten Pflanzentheilen einzugehen. Ich erwähne hier nur, dass namentlich die langen Blätter monocotyler Pflanzen vorzügliche Beispiele einseitig biegungsfester Pflanzentheile abgeben, während die meisten Stammgebilde der Gewächse allseitig biegungsfest construirt sind, um dem Einfluss des Windes sowie anderweitiger Verhältnisse einen genügenden Widerstand entgegen stellen zu können.

[1]) Es sei übrigens bemerkt, dass die mechanischen Gewebe, wenngleich sie wesentlich zur Festigung der Pflanzentheile dienen, doch auch in anderweitiger Beziehung von Bedeutung für den Organismus sein können. Ferner sei erwähnt, dass man diejenigen Gewebe der Fibrovasalstränge, die nicht zur Festigung dienen, (Tracheen, Siebröhren etc.) als *Mestom* bezeichnet.

Die Anordnung des Stereoms in den biegungsfesten Blättern sowie Stammgebilden ist übrigens eine äusserst mannigfaltige, und wird nur durch ein eindringenderes Specialstudium verständlich.

Abgesehen von den biegungsfesten Pflanzentheilen giebt es andere, für welche es besonders wichtig erscheint, dass dieselben zug- oder druckfest gebaut seien. In beiden Fällen kommt es wesentlich auf die Menge des widerstandsfähigen Materials und ferner darauf an, dass die Wirkungen der Zug- oder Druckkräfte sich möglichst gleichmässig auf die vorhandenen mechanischen Elemente vertheilen. Zugfest müssen z. B. die Wurzeln und Rhizome gebaut sein, weil sie dem Zuge der durch den Wind bewegten oberirdischen Pflanzentheile Widerstand zu leisten haben; ebenso müssen die im strömenden Wasser fluthenden Gewächse und z. B. auch die Fruchtstiele, welche die Last der Früchte zu tragen haben, zugfeste Constructionen aufweisen. Für die Stämme, welche grosse Kronen zu tragen haben, und ebenso für unterirdische Organe, die dem seitlichen Druck beträchtlicher Erdmassen widerstehen müssen, ist dagegen ein druckfester Bau von besonderer Bedeutung. In der That lehrt uns die Erfahrung, dass die Stereiden in den genannten Pflanzentheilen eine derartige Anordnung aufweisen, dass die letzteren einen erheblichen Grad von Zug- oder Druckfestigkeit vertragen.

Zweites Kapitel.

Specielles über die natürliche Richtung der Pflanzentheile.

§ 46. Die ursächlichen Momente. — Das Studium der natürlichen Richtung, welche die Pflanzentheile im Laufe ihrer Entwickelung annehmen, führt zu der Ueberzeugung, dass diese Richtung in der That eine solche ist, die es den einzelnen Organen in sehr vollkommener Weise ermöglicht, ihre specifische physiologische Arbeit zu leisten. Es ist vielleicht gerade diese Erfahrung, welche verschiedene Forscher veranlasste, den einzelnen Pflanzentheilen ganz besondere Eigenschaften zuzuschreiben, durch welche dieselben überhaupt erst in den Stand gesetzt werden, jene bestimmten, für den gesammten Organismus keineswegs bedeutungslosen Stellungsverhältnisse einzunehmen.

Frank[1]) z. B. ist der Ansicht, dass es nothwendig erscheint, um die Wachsthumsrichtung plagiotroper Pflanzentheile zu erklären, eine eigenthümliche Polarität der Zellhäute der Zellen derselben anzunehmen. In Folge dessen werden plagiotrope Organe von der Gravitation sowie dem Licht derartig afficirt, dass sich ihre Achsen rechtwinkelig zur Richtung der Wirkung der Schwerkraft und zur Richtung der Lichtstrahlen stellen. Den plagiotropen Pflanzentheilen kommt daher ein transversaler Geotropismus und Heliotropismus zu, während der gewöhnliche oder longitudinale Geotropismus und Heliotropismus den orthotropen Pflanzentheilen eigenthümlich ist.

Von Ch. sowie Fr. Darwin[2]) wird ebenfalls die Ansicht vertreten, dass vielen Pflanzentheilen eine besondere Form des Heliotropismus und Geotropismus (Diaheliotropismus und Diageotropismus) zukomme.[3])

---

[1]) Vergl. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.

[2]) Vergl. Ch. u. Fr. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. Deutsche Ausgabe, 1881. pag. 374 u. 446. Vergl. auch Fr. Darwin, Linnean Society Journal. V. 28.

[3]) Was Frank als Transversal-Heliotropismus und Transversal-Geotropismus bezeichnet, wird von Ch. u. Fr. Darwin Diaheliotropismus und Diageotropismus genannt.

Ich theile die Annahme von dem Vorhandensein verschiedener Formen des Heliotropismus sowie des Geotropismus nicht. Meiner Meinung nach, die hier übrigens nicht im Detail begründet werden kann, haben weder FRANK noch CH. und FR. DARWIN entscheidende Beweise für ihre Auffassung beigebracht, und es lassen sich einerseits principielle Bedenken gegen dieselben geltend machen, andererseits lässt sich auf Grund der Erfahrung zeigen, dass die Annahme von der Existenz des Transversal-Heliotropismus und des Transversal-Geotropismus überhaupt zur Erklärung der Phänomene, um die es sich hier handelt, entbehrt werden kann. Ich werde daher im Folgenden den nämlichen Standpunkt einnehmen, wie er auch von DE VRIES[1]) und SACHS[2]) vertreten wird.

Die Richtung plagiotroper Pflanzentheile wird durch ganz analoge Ursachen bedingt, wie solches auch die Stellungsverhältnisse orthotroper Pflanzentheile hervorrufen. Als solche Ursachen sind aber namentlich die durch innere oder äussere Wachsthumsbedingungen veranlassten Wachsthumsbewegungen der Organe (epinastische, hyponastische, heliotropische, geotropische, hydrotropische Bewegungen etc.) sowie einige andere Momente, z. B. die Belastung der Pflanzentheile anzusehen. Wenn nun verschiedene Wachsthumsbedingungen (innere und äussere oder verschiedenartige äussere) gleichzeitig auf einen und denselben Pflanzentheil einwirken, so ist es klar, dass die Richtung des betreffenden Organs eine Resultirende aus verschiedenen Componenten sein muss, und es darf dies namentlich keinen Augenblick ausser Acht gelassen werden, wenn es sich um die Beurtheilung des Zustandekommens der plagiotropen Pflanzentheile handelt. Beachtung verdient auch noch mit Bezug auf die in Rede stehenden Verhältnisse die Thatsache, dass die dorsiventralen Pflanzentheile, welche ja stets zugleich plagiotrop sind, auf ihren verschiedenen Seiten nicht die nämliche Reactionsfähigkeit gleichen äusseren Einflüssen gegenüber erkennen lassen, und endlich ist zu erwähnen, dass die Stellung eines Pflanzentheiles häufig auch durch die Stellung eines zweiten Pflanzentheiles, mit welchem jener erstere in organischer Verbindung steht, beeinflusst wird.

§ 47. Specielles über die natürliche Richtung einiger Pflanzentheile. Es soll im Folgenden unter Berücksichtigung der im letzten Paragraphen angedeuteten Principien gezeigt werden, auf welchem Wege die natürliche Richtung einiger Pflanzentheile zu Stande kommt, um dem Leser das Verständniss der hier in Betracht kommenden Phänomene noch etwas zu erleichtern.

1. *Marchantia polymorpha*[3]). Wächst die Pflanze im Freien unter dem Einfluss allseitig gleicher Beleuchtung auf einem horizontalen Boden, so sind die beiden Thalluslappen dem Boden mit ihrer Unterseite dicht angepresst, also der Hauptsache nach horizontal gestellt. Zum Unterschied von diesen dorsiventralen und plagiotropen Thalluslappen sind die radiären Wurzelhaare orthotrop und dringen senkrecht in den Boden ein. Fructificirt die *Marchantia*, so zeigt sich, dass die Träger der männlichen, sowie weiblichen Hüte nach aufwärts gerichtet sind, also als orthotrop und im Verhältniss zu den Wurzelhaaren als antitrop erscheinen.

Bei der Ausführung seiner scharfsinnigen Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie der einzelnen Theile der *Marchantia* liess SACHS die Pflanzen

[1]) Vergl. DE VRIES, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 223; Weitere Literatur: FRANK, Botanische Zeitung. 1873 und H. DE VRIES, Flora. 1873.

[2]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 228.

[3]) Vergl. SACHS, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 229.

zunächst auf in bestimmter Weise präparirten Torfstücken zur Entwickelung gelangen, und die Lichtstrahlen in einem Winkel von ungefähr 45° auf das Beobachtungsmaterial einwirken. Dabei ergab sich vor allem, dass die Fruchtträger den schief einfallenden Lichtstrahlen entsprechend schief gerichtet waren, während sich die Thalluslappen bei günstiger, d. h. ziemlich intensiver Beleuchtung, den Lichtstrahlen nahezu rechtwinkelig entgegenzustellen suchten. Zur Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache, ist namentlich das Folgende zu beachten. Es ist sicher, dass die Thalluslappen von Marchantien ein negativ geotropisches Verhalten zeigen (vergl. die Abhandlung v. SACHS, pag. 236). Wird die morphologische Unterseite der Thalluslappen von schwachem oder intensivem Licht getroffen, so verhalten sich dieselben stets positiv heliotropisch (pag. 237). Dagegen ist es sehr merkwürdig, dass schwaches Licht einerseits und intensives andererseits keineswegs die nämlichen Wirkungen zur Geltung bringt, wenn dasselbe die Oberseite der Thalluslappen trifft. Bei schwachem Licht bleiben die Thalluslappen sehr schmal, die Pflanzentheile werden rinnig, und ihre Oberseite erscheint concav eingekrümmt. Dagegen ruft normale Beleuchtung erst die Breitenentwickelung der Lappen hervor, und die Oberseite derselben ist unter solchen Verhältnissen bestrebt, die Unterseite concav zu machen.

Man könnte nun dieses stärkere Wachsthum der Oberseite der Thalluslappen im intensiven Licht, wie es auch thatsächlich von WIESNER[1]) geschehen ist, als eine Folge negativen Heliotropismus auffassen. Aber dagegen sind doch wohl Bedenken geltend zu machen, es sei denn, dass man zwei Formen des negativen Heliotropismus unterscheide. Der typische negative Heliotropismus, den wir bereits an ganz anderer Stelle kennen lernten, und der den Gegensatz zum positiven Heliotropismus bildet, führt ein schnelles und auch bei schwacher Lichtintensität hervortretendes Wegwenden der Pflanzentheile vom Licht herbei. Das lebhafte Wachsthum der Oberseite des Thallus von *Marchantia* kommt aber nur bei starker und lange anhaltender Lichtwirkung zu Stande. Die Thalluslappen verhalten sich dem Licht gegenüber ähnlich wie die Laubblätter höherer Pflanzen. Diese bilden sich auch im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtzutritt rinnig und faltig aus; das stärkere Wachsthum der Blattoberseite (die Epinastie von H. DE VRIES) wird, wie das lebhaftere Wachsthum der Oberseite des Thallus von *Marchantia*, erst durch Licht von höherer Intensität hervorgerufen. Nach alledem erscheint es zweckmässig, diese durch normale Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufenen Wachsthumsphänomene der Oberseite der Blätter sowie des Thallus der Marchantien nicht als solche aufzufassen, die durch negativen Heliotropismus bedingt werden, sondern dieselben vorläufig als Folge einer bestimmten Form der Epinastie zu deuten.[2])

Die Wachsthumsrichtung der plagiotropen Thalluslappen von Marchantien

---

[1]) Vergl. WIESNER, Sonderabdruck aus d. 43. Bd. d. Denkschriften d. Akadem. d. Wiss. zu Wien. pag. 55.

[2]) Das Gesagte fordert auch zu weiteren Untersuchungen über die Epinastie auf, um den Antheil, den einerseits innere, andererseits äussere Wachsthumsbedingungen an ihrem Zustandekommen haben, richtig würdigen zu lernen. Fände man z. B., dass die Oberseite solcher Blätter, die zunächst dem Licht ausgesetzt waren, fernerhin auch im Dunkeln bei Zufuhr plastischer Stoffe lange Zeit hindurch ein ausgiebiges Wachsthum zeigte, und die Blätter im ausgebreiteten Zustande verharrten, so würde damit ein Phänomen constatirt sein, welches weder als Folge des eigentlichen negativen Heliotropismus, noch als Folge typischer, allein durch innere Wachsthumsursachen bedingter Epinastie gedeutet werden könnte.

wird also bestimmt durch den negativen Geotropismus, den positiven Heliotropismus sowie durch die Epinastie derselben. Das Licht, zumal intensives, würde, wenn dasselbe allein wirkte, eine Convexkrümmung der Oberseite der Pflanzentheile herbeiführen, während die Wirkung der Schwerkraft allein gerade das Entgegengesetzte zur Folge haben würde. Wachsen die Thalluslappen nun unter geeigneten Umständen ohne Krümmungen gerade aus, indem sie dem Einfluss der Gravitation sowie des Lichtes ausgesetzt sind, so bedeutet dies, dass die Schwerkraftskrümmung von den durch das Licht inducirten Krümmungen gerade ausgeglichen wird.

2. Wurzeln. Die Hauptwurzeln sind orthotrop und zwar im Verhältniss zu den Hauptstämmen antitrop, da sie nicht gerade nach aufwärts, sondern im Gegentheil gerade nach abwärts wachsen. Für das Wachsthum der Hauptwurzeln ist der positive Geotropismus maassgebend, denn wenn die Organe durch zufällige Umstände oder absichtlich einer Ablenkung aus ihrer normalen Wachsthumsrichtung unterliegen, so ist die Gravitation bestrebt, dieselben sofort wieder in die letztere zurückzuführen.

Mit Bezug auf die Wachsthumsrichtung der Nebenwurzeln erster Ordnung ist besonders zu beachten, dass dieselben allerdings ein positiv geotropisches Verhalten zeigen, dass die Schwerkraft das Wachsthum der Organe aber nur so lange beeinflusst, bis der geotropische Grenzwinkel erreicht ist.

3. Stammgebilde. Die multilateralen oder radiär gebauten Hauptstämme der Pflanzen reagiren gewöhnlich allseitig gleichartig auf den Einfluss des Lichts und der Gravitation; sie suchen sich daher so zu stellen, dass die äusseren Einflüsse auf alle Seiten ihrer Längsachse gleichmässig einwirken. Die orthotrope Stellung der Hauptstämme wird vor allem durch den negativen Geotropismus und den positiven Heliotropismus derselben bedingt.

Die Wachsthumsrichtung der schiefen oder horizontalen Sprosse wird durch Belastungsverhältnisse, Hyponastie, Epinastie, Geotropismus sowie Heliotropismus bestimmt[1]). Es möge dem Leser überlassen bleiben, sich die Wachsthumsrichtung in speciellen Fällen klar zu machen; nur ein einziges Beispiel sei hier angeführt. In seiner Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile bespricht Sachs unter anderem das Verhalten der Sprosse von *Tropaeolum majus* und gelangt durch seine Untersuchungen zu folgenden Resultaten. Das hypocotyle Stengelglied von *Tropaeolum* ist anfangs positiv heliotropisch. Später wird dasselbe, ebenso wie die folgenden Internodien, negativ heliotropisch.[2]) Die Stengel krümmen sich daher vom Licht fort und legen sich nach rückwärts flach auf den Boden nieder oder an eine eventuell vorhandene Mauer dicht an. Wenn das Licht nicht intensiv ist, so wenden sich die Pflanzen nicht in dem nämlichen Maasse wie bei starker Beleuchtung vom Licht ab, offenbar deshalb, weil die Lichtwirkung nicht im Stande ist, die negativ geotropische Krümmung der Stengeltheile vollkommen auszugleichen.

Einige Stengeltheile, z. B. die Rhizome von *Yucca*, wachsen, wie die Hauptwurzeln in Folge ihres positiven Geotropismus senkrecht in die Erde. Dagegen ist noch nicht sicher festgestellt, welche Momente den Plagiotropismus der Rhizome von *Heleocharis*, *Sparganium* etc. verursachen.[3])

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 267

[2]) Es ist übrigens fraglich, ob man es hier mit wirklichem negativem Heliotropismus oder nur mit jenem unter 1 erwähnten durch das Licht inducirten Form der Epinastie zu thun hat.

[3]) Vergl. Elfving, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 489.

Viele Blüthen wenden sich dem Licht zu, eine Erscheinung, die durch den positiven Heliotropismus der die Blüthen tragenden Stengeltheile zu Stande kommt[1]). In vielen Fällen nehmen die Blüthen eine fixe Lichtlage an. Andere Blüthen verändern ihre Stellung im Laufe eines Tages und folgen dem Gange der Sonne. Die Sonnenblume zeigt dieses letztere Verhalten übrigens gewöhnlich nicht; dagegen ist dasselbe namentlich für die Blüthenstände von *Tragopogon orientale* constatirt worden. In der Nacht stehen die Internodien, welche die Blüthenköpfe tragen, sowie diese selbst, aufrecht; am Tage wird durch den Heliotropismus eine fortschreitende Bewegung der Pflanzentheile herbeigeführt. Auch die Blüthen von *Leontodon hastilis* folgen dem Lauf der Sonne. Einige Blüthen nehmen keine heliotropische Lage an; sie sind, selbst bei einseitiger Beleuchtung, zenithwärts gerichtet.

Die während der Blüthezeit aufrecht stehenden Blüthenstengel von *Cyclamen persicum* wachsen während der Frucht- und Samenentwicklung noch bedeutend und krümmen sich dabei so stark, dass die Kapseln in den Boden eingegraben werden können. Nach Darwin[2]) soll der negative Heliotropismus diese Erscheinung hervorbringen. Für die Früchte von *Trifolium subterraneum* und *Arachis hypogaea* ist es bekanntlich wichtig, dass dieselben unter der Erde zur Reife gelangen. Das Eingraben der Pflanzentheile wird nach Darwin (vergl. pag. 440 der soeben citirten Schrift) durch geotropische Bewegungen vermittelt.

4. Blätter[3]). Die meisten grünen Blätter haben das Bestreben, ihre morphologische Oberseite dem Licht zuzukehren und sich dabei im Allgemeinen senkrecht zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Wird diese Stellung der Blätter künstlich verändert, so suchen die Pflanzentheile ihre normale Lage zum Licht alsbald wieder einzunehmen.

Die Stellungsverhältnisse der Blätter werden namentlich durch die Hyponastie und Epinastie derselben, sowie durch das Verhalten der Organe dem Licht und der Schwerkraft gegenüber bestimmt Frank (vergl. dessen citirte Abhandl., pag. 46) hat beobachtet, dass die sich im Dunkeln entwickelnden Wurzelblätter von *Plantago major, Capsella Bursa pastoris, Primula elatior* etc. eine verticale Stellung erlangen, eine Thatsache, die durch das Zusammenwirken der Hyponastie der Blätter sowie des negativen Geotropismus derselben ihre Erklärung findet. Bei Lichtzutritt legen sich die Wurzelblätter horizontal auf den Boden, indem jetzt die durch das Licht inducirte Epinastie (vergl. übrigens die Bemerkungen unter[3]) ein sehr lebhaftes Wachsthum der Oberseite der Blätter hervorruft. Weitere Details über die Stellungsverhältnisse der Blätter sind in den citirten Schriften nachzusehen. Ein besonderes Interesse gewähren die Stellungsverhältnisse, welche die Blätter der sogen. Compasspflanzen *(Lactuca scariola, Silphium laciniatum)* annehmen können. Der Erdmagnetismus ist übrigens nicht die Ursache des eigenthümlichen Verhaltens der Blätter jener Gewächse, sondern dasselbe kommt durch Lichtwirkung zu Stande[4]).

---

[1]) Vergl. über das Folgende, Wiesner, Sonderabdruck aus dem 43. Bd. der Denkschrift der Akadem. d. Wiss. zu Wien. pag. 62.

[2]) Vergl. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. Deutsche Ausg. pag. 369.

[3]) Vergl. Frank, Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig. 1870; H. de Vries, Arb. d. botan. Institus in Würzburg. Bd. 1. pag. 240. Vergl. auch Wiesner's soeben citirte Abhandlung.

[4]) Vergl. Stahl, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. 15.

Fünfter Abschnitt.

Die Variationsbewegungen der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Constatirung der Erscheinungen.

§ 48. Einleitende Bemerkungen. — Es ist festgestellt worden, dass eine grosse Anzahl wachsthumsfähiger Pflanzentheile aus inneren Ursachen oder unter dem Einfluss äusserer Verhältnisse zu Bewegungen veranlasst werden. Derartige Bewegungen zeigen z. B. die Schlingpflanzen, die Ranken, die heliotropisch sowie geotropisch empfindlichen Organe etc., und das gemeinsame charakteristische Merkmal dieser mannigfaltigen Nutationen liegt darin, dass dieselben eben nur wachsenden oder noch wachsthumsfähigen Pflanzentheilen eigenthümlich sind, und dass sie deshalb stets eine nicht wieder rückgängig zu machende Veränderung des betreffenden Organes zur Folge haben.

Im Gegensatz zu diesen Nutationsbewegungen stehen nun die Variationsbewegungen der Pflanzen. Dieselben kommen gewöhnlich unter Vermittelung besonderer Organe, der Gelenkpolster, auf deren Beschaffenheit wir weiter unten specieller hinweisen werden, zu Stande; sie sind ferner im Gegensatz zu den Nutationsbewegungen wachsender Pflanzentheile nur ausgewachsenen Organen eigenthümlich, und führen zu Veränderungen derselben, die nachträglich wieder aufgehoben werden können.

Es ist übrigens zu bemerken, dass die Nutationsbewegungen einerseits und die Variationsbewegungen andererseits in vieler Hinsicht Uebereinstimmungen unter einander erkennen lassen und zeigt sich schon darin, dass gewisse Formen jener so wie dieser Bewegungen durch die nämlichen Ursachen (spontane Ursachen, Beleuchtungsverhältnisse, Berührung, resp. Erschütterung) hervorgerufen werden können, und ferner ist namentlich zu betonen, dass die durch innere oder äussere Ursachen bedingten Vorgänge im Innern der reizbaren Zellen in beiden Fällen erhebliche Analogien zeigen.

Wir haben oft hervorgehoben, dass der Process des Wachsthums nur dann zur Geltung kommen kann, wenn zwischen dem Zellinhalte einer- und den dehnbaren Zellschichten andererseits eine gewisse Spannung herrscht. Nur die turgescirenden Zellen sind im Stande zu wachsen, und es ist gewiss, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit einer Zelle in genauer Beziehung zu der Turgorausdehnung derselben steht. Einer Veränderung der Wachsthumsgeschwindigkeit einer Zelle geht daher eine durch innere oder äussere Ursachen veranlasste Erhöhung, resp. Herabsetzung der Turgorausdehnung der Zelle voraus. Wenn die Organe der Pflanzen in den ausgewachsenen Zustand übergegangen sind, so braucht damit die Fähigkeit der Zellen, unter dem Einfluss innerer oder äusserer Ursachen Veränderungen ihrer Turgorausdehnung zu erfahren, noch nicht zu erlöschen. Verharren die peripherischen Zellschichten nur in einem dehnbaren und elastischen Zustand, so ist das Zustandekommen von Turgorveränderungen, trotzdem die Zellen nicht mehr wachsen, keineswegs ausgeschlossen.

Wenn innere oder äussere Ursachen die Turgorausdehnung der Zellen auf verschiedenen Seiten wachsender Pflanzentheile nicht in derselben Weise verändern, so rufen dieselben Nutationsbewegungen, d. h. mit Wachsthum der Zellen verbundene Bewegungen hervor. Die nämlichen Ursachen geben hingegen, wenn

sie die Turgorausdehnung der Zellen verschiedener Seiten ausgewachsener Organe in ungleicher Weise beeinflussen, zur Entstehung von Variationsbewegungen Veranlassung.

§ 49. Die verschiedenen Formen der Variationsbewegungen. — a) Die spontanen oder autonomen Variationsbewegungen[1]. Manche Pflanzentheile lassen unter günstigen äusseren Umständen ein von der Temperatur sowie den Beleuchtungszuständen unabhängiges, allein durch innere Ursachen hervorgerufenes Hin- und Herschwanken erkennen. Sehr deutlich lassen sich derartige Bewegungen an den Seitenblättchen von *Desmodium gyrans*, einer in Indien einheimischen Papilionacee, erkennen. Die Bewegung der Seitenblättchen wird durch die dem gemeinschaftlichen Blattstiel ansitzenden dünnen Stielchen derselben vermittelt. Die Organe beschreiben elliptische Bahnen. Ein Umlauf der Seitenblättchen wird bei 35° C. in 85—90 Secunden, bei 28—30° C. in 4 Minuten vollendet. Bei 22° C. hört die Bewegung schon auf. Das Endblatt von *Desmodium gyrans* ist im Stande, pendelartige Bewegungen von geringer Amplitude auszuführen. Die Amplitude sowie die Geschwindigkeit der spontanen Variationsbewegungen der Laubblättchen anderer Pflanzen, *Oxalis acetoselle, Mimosa pudica, Acacia lophantha, Trifolium pratense, Phaseolus)* sind nicht so bedeutend wie diejenigen der *Desmodium*-Blättchen. Es kommt noch hinzu, dass die Blätter jener Gewächse auch für Veränderungen der Beleuchtungsverhältnisse empfindlich sind, ein Umstand, der eine Verdeckung der spontanen Variationsbewegungen leicht zur Folge haben kann. Die auf- und abgehenden Bewegungen der Blätter von *Oxalis, Trifolium, Mimosa* etc., welche innerhalb kurzer Zeit (die Blätter kehren nach Verlauf einer oder einiger Stunden in ihre ursprüngliche Lage zurück) Stellungsveränderungen der Blätter bedingen, sind übrigens leicht zu constatiren, wenn die betreffenden Pflanzen längere Zeit constanter Dunkelheit oder continuirlicher Beleuchtung ausgesetzt werden

b) Die durch Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse inducirten Variationsbewegungen. Die Blätter vieler Pflanzen *(Oxalis, Trifolium, Phaseolus, Mimosa* etc.) erfahren unter dem Einfluss wechselnder Beleuchtungsverhältnisse Stellungsveränderungen. Die Empfindlichkeit verschiedener Gewächse für Lichtwechsel ist specifisch verschieden, jedoch zeigt sich im Allgemeinen stets, dass die Blätter sich am Licht flach ausbreiten (Tagesstellung)[2], während sie im Dunkeln zusammengeschlagen erscheinen (Nachtstellung). Diese Stellungsänderungen können aber auf mannigfaltige Weise zu Stande kommen, und es ist in dieser Hinsicht besonders wichtig, dass nicht allein die *foliola*, sondern auch die Hauptblattstiele unter Vermittelung der vorhandenen Blattpolster zu Bewegungen befähigt sind. Bei *Mimosa* senkt sich der Hauptblattstiel im Dunkeln nach abwärts, während sich die Blättchen nach vorn und oben wenden und sich mehr oder weniger über einander legen. In der Dunkelstellung ist der Blattstiel von *Phaseolus* nach aufwärts gerichtet, während sich die *foliola* nach abwärts geschlagen haben. Im Dunkeln legen sich die Blättchen von *Oxalis, Robinia,*

---

[1]) Literatur: MEYEN, Neues System d. Pflanzenphysiologie. 1839. Bd. 3; CARSCH, Bot. Zeit. 1861. pag. 355; SACHS, Flora, 1863. pag. 468; PFEFFER, physiologische Unters. 1873.

[2]) Uebrigens ist hier zu bemerken, dass recht intensives Licht die Blätter verschiedener hier in Betracht kommender Pflanzen veranlasst, besondere Stellungsverhältnisse anzunehmen, die nicht mit jener der Tagesstellung identisch sind. Vergl. Specielleres bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. 2. pag. 265, wo auch die Literatur angegeben.

Lupinus, nach abwärts zusammen; die Blättchen von *Trifolium*, *Vicia*, *Lotus*, *Lathyrus* schlagen sich hingegen im Dunkeln aufwärts zusammen.

c) Die durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen. Manche Pflanzen (*Oxalis*- sowie *Mimosa*-Arten, *Robinia Pseudoacacia*, *Acacia lophantha*), welche spontane und durch Beleuchtungsverhältnisse inducirte Variationsbewegungen zeigen, sind ebenso für Berührung, resp. Erschütterung empfindlich. Unter dem Einfluss solcher Reize nehmen die Blätter der Gewächse eine Stellung an, welche der durch Verdunkelung hervorgebrachten Nachtstellung gleicht; nach Aufhören des Reizes gehen die Organe aber allmählich wieder in die ausgebreitete Stellung über. Die Empfindlichkeit der Pflanzen für Berührung sowie Erschütterung ist specifisch verschieden. Bei einigen Gewächsen bedarf es starker und wiederholter Reize, um eine Lageveränderung der Blätter zu erzielen; andere Pflanzen (*Mimosa pudica*, *Oxalis sensitiva*) reagiren auf die schwächste Berührung sehr lebhaft, und es zeigt sich, dass die Bewegungsphänomene in Folge einer Fortleitung des Reizes sogar an solchen Theilen der Gewächse auftreten, welche nicht unmittelbar berührt wurden[1]).

Eigenthümliche Variationsbewegungen zeigen auch die Blätter von *Dionaea muscipula* und *Aldrovanda vesiculosa*. Die Blätter dieser fleischverdauenden Pflanzen schliessen sich nämlich, wenn ihre Oberseite gereizt (berührt) wird.

Die Staubfäden von *Berberis* sowie von *Mahonia*-Arten sind im ruhenden Zustande nach aussen geschlagen. Sie reagiren auf einen Reiz, der die Innenseite des Filaments trifft und krümmen sich in Folge dessen nach innen, so dass die Antheren mit der Narbe in Berührung gelangen.

Sehr eigenthümlich sind die Bewegungsphänomene der Filamente vieler Compositenblüthen (*Centaurea*, *Onopordon*, *Carduus*, *Cichorium*, *Hieracium*). Die fünf Filamente tragen die fünf mit einander verklebten Antheren. Die Filamente sind im Ruhezustande convex nach aussen gebogen und an jeder Stelle fast gleich empfindlich für Berührung oder Erschütterung. Ein Reiz bedingt eine Contraction der Filamente; sie strecken sich gerade und die Antheren entleeren den Pollen nach oben, welcher nun von den Insecten, welche die Reizung vermittelten, auf die bereits entfalteten Narben anderer Blüthen oder Blüthenköpfe übertragen werden kann.

Zu bemerken ist noch, dass auch die Narbenlappen der Blüthen von *Mimulus* sowie anderer Pflanzen empfindlich für Berührung sind. Wird nämlich die Innenseite der Narbenlappen berührt, so legen sich dieselben zusammen, offenbar um den auf sie von Insekten übertragenen Pollen festzuhalten.

§ 50. Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Variationsbewegungen[2]). Es ist zunächst ganz im Allgemeinen zu bemerken, dass diejenigen Pflanzentheile, welche Variationsbewegungen auszuführen vermögen, zwei Zustände zeigen können, nämlich den Bewegungs- und den Starrezustand. Der erstere Zustand ist den Organen unter normalen Verhältnissen eigenthümlich, der letztere tritt ein, wenn die Pflanzen längere Zeit abnormen Umständen ausgesetzt werden. Es ist aber der Starrezustand ja nicht mit dem todten Zustand der bewegungsfähigen Pflanzentheile zu verwechseln, denn während dieser mit Veränderungen an den Zellen verbunden ist, die nicht wieder rückgängig zu machen

---

[1]) Vergl. DUTROCHET, Mémoires p. servir etc., 1837; PFEFFER, PRINGSHEIM's Jahrbücher. Bd. 9. pag. 308.

[2]) Literatur: KABSCH, Botan. Zeitung, 1861 und 1862; DUTROCHET, Mémoires pour serv. etc. T. 1. p. 562; SACHS, Flora, 1863 und Lehrbuch d. Botanik. 1874. pag. 857.

sind, kann ein Organ aus dem Starrezustand durch geeignete Mittel auf's Neue in den Bewegungszustand übergeführt werden.

Sauerstoffentziehung tödtet die bewegungsfähigen Pflanzentheile zunächst nicht, sondern führt dieselben nur in einen Starrezustand über, der aber, wenn die Sauerstoffentziehung nicht zu lange gedauert hatte, durch erneute Sauerstoffzufuhr wieder rückgängig gemacht werden kann. Lange dauernde Sauerstoffentziehung tödtet die Zellen natürlich. Ebenso können die Bewegungsorgane der Pflanzen durch die Einwirkung verschiedener Substanzen (z. B. Aether und Chloroform) sowie durch electrische Reize in vorübergehende starre Zustände versetzt werden. Die Blätter von *Mimosa* gehen ferner durch oft und in kurzen Zeiträumen wiederholte Reizung (Erschütterung) in einen vorübergehenden Starrezustand über. Der nämliche Zustand der Blätter wird durch Wassermangel, der noch gar nicht so weit zu gehen braucht, dass die Turgescenz der Blattzellen sichtbar geringer geworden ist, herbeigeführt.

Von besonderem Interesse sind die Starrezustände reizbarer Pflanzentheile, welche durch ungünstige Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse hervorgebracht werden.

Die vorübergehende Kältestarre der Blätter von *Mimosa pudica* macht sich bei Temperaturen unter 15° C. geltend. Es verschwindet zunächst die Empfindlichkeit für Berührung und Erschütterung, sodann die Reactionsfähigkeit für Beleuchtungswechsel, und endlich hören auch die spontanen Variationsbewegungen auf. Werden die *Mimosa*-Pflanzen ½ Stunde lang einer Lufttemperatur von 45° C. ausgesetzt, so sind die Blätter in den Zustand der vorübergehenden Wärmestarre übergegangen. Bei höherer Temperatur tritt dasselbe innerhalb kürzerer Zeit ein.

Werden *Mimosa*- oder *Oxalis*-Pflanzen u. s. w. nachdem dieselben zunächst unter normalen Verhältnissen verweilt haben, constanter Dunkelheit ausgesetzt, so verschwinden die durch den Wechsel von Tag und Nacht inducirten Variationsbewegungen alsbald, während die spontanen Bewegungen noch einige Zeit lang fortdauern. Endlich gehen die Blätter aber in den Zustand der Dunkelstarre über, aus welchem sie indessen durch neu erfolgende Beleuchtung wieder erweckt werden können. Es ist besonders zu beachten, dass die Blätter im Zustand der Dunkelstarre keineswegs jene Stellungsverhältnisse zu zeigen brauchen, zu welchen sie unter normalen Umständen durch Verdunkelung veranlasst werden. Die einzelnen Blättchen der dunkelstarren Mimose sind z. B. nicht zusammengeschlagen, sondern ausgebreitet, aber, worauf es vor allem ankommt, bewegungslos.

Bewegungsfähige Pflanzentheile, die normalen Verhältnissen ausgesetzt sind und auf den Einfluss des Beleuchtungswechsels zu reagiren vermögen, werden von Sachs als solche bezeichnet, die sich im Zustande des Phototonus befinden. Es besteht also ein ausgeprägter Gegensatz zwischen dunkelstarren und phototonischen Pflanzentheilen. Die letzteren gehen, wenn sie constanter Dunkelheit oder überhaupt einem zu wenig intensiven Licht ausgesetzt werden, allmählich in den Zustand der Dunkelstarre über.

Zweites Kapitel.
Die Ursachen der Variationsbewegungen.

§ 51. Die spontanen Variationsbewegungen. Man könnte von vornherein zu der Ansicht neigen, dass die spontanen Bewegungen, wie dieselben den Blättern von *Desmodium, Mimosa, Oxalis* etc. eigenthümlich sind, zu Stande kommen, indem immer nur die Turgorausdehnung der Zellen der einen Gelenkhälfte eine Steigerung erfährt, die Expansionskraft in der antagonistischen Gelenkhälfte aber zunächst keine Veränderung erleidet. Diese Ansicht muss aber als eine nicht zutreffende zurückgewiesen werden. PFEFFER[1]) hat nämlich gefunden, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke beweglicher Blätter unverändert bleibt, während die Organe beträchtliche Oscillationen ausführen. Dieses Beobachtungsresultat zwingt zu der Annahme, dass die Gesammtspannung in den Bewegungsorganen während der Thätigkeit derselben (natürlich gleich bleibende äussere Bedingungen vorausgesetzt), keine wesentlichen Veränderungen erleidet, und dass die spontanen Variationsbewegungen zu Stande kommen, indem die Expansionskraft in der einen Gelenkhälfte zunimmt, in der antagonistischen Hälfte aber eine entsprechende Abnahme erfährt. Jede Steigerung der Expansionskraft muss mit einer Wasseraufnahme der betreffenden Zellen, jede Verminderung der Expansionskraft mit einem Wasserverlust der Zellen verbunden sein, und somit ergiebt sich, dass in den Gelenken der oscillirenden Organe fortdauernd eine Wasserbewegung, die bald nach dieser, bald nach jener Seite hin gerichtet ist, erfolgt.

§ 52. Die durch Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse inducirten Variationsbewegungen. Es ist im vorigen Kapitel hervorgehoben worden, dass die ausgewachsenen Blätter vieler Pflanzen unter dem Einfluss wechselnder Beleuchtungsverhältnisse (und ebenso, wie hier noch zu betonen, in Folge von Temperaturschwankungen) Stellungsveränderungen erfahren. Mit Bezug auf die Ursachen dieser Phänomene kann ich mich kurz fassen, da dieselben in vieler Hinsicht mit jenen Ursachen identisch sind, welche in wachsenden und zu nyctitropischen Bewegungen befähigten Pflanzentheilen zur Geltung kommen (vergl. § 42).

Die gesammten Variationsbewegungen, welche durch Beleuchtungswechsel zu Stande kommen, beruhen auf Turgorveränderungen in den bewegungsfähigen Organen. Während aber bei dem Stattfinden der spontanen Variationsbewegungen die Biegungsfestigkeit der Blattgelenke keine Schwankungen erfährt, sind die in Rede stehenden Bewegungen nach PFEFFER's Untersuchungen mit einer bedeutenden Veränderung derselben verbunden. Verdunkelung der bewegungsfähigen Organe erhöht nämlich die Biegungsfestigkeit, die Steifheit und den Gesammtturgor derselben, während Beleuchtung im entgegengesetzten Sinne wirkt. Die Verdunkelung ruft in den reizbaren Organen eine Zunahme der Turgorausdehnung aller Zellen hervor, aber diese Zunahme macht sich, gerade wie bei den zu nyctitropischen Bewegungen befähigten wachsenden Pflanzentheilen, zunächst nur auf einer Seite der Organe und erst später auf der antagonistischen Seite geltend. Einer Schliessungsbewegung der reizbaren Blätter folgt daher immer eine Oeffnungsbewegung derselben, und ebenso kommen noch Nachwirkungsphänomene zu Stande, die jenen im 42. Paragraph erwähnten sehr ähnlich sind.

§ 53. Die durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen

---

[1]) Vergl. PFEFFER: Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. 1875. pag. 88.

Variationsbewegungen.[1]) Mit Bezug auf die Mechanik der interessanten durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen der Pflanzen sind namentlich die Blätter von *Mimosa pudica*, sowie die Staubfäden der Cynareen häufig als Untersuchungsobjecte verwandt worden, und da die gewonnenen Resultate ohne Zweifel im Wesentlichen zugleich Gültigkeit für anderweitige Pflanzentheile haben, so werde ich mich im Folgenden auf die Darstellung derjenigen Ergebnisse beschränken, zu denen man bei dem Studium der Ursachen der Variationsbewegungen jener genannten Pflanzentheile gelangt ist.

Fassen wir zunächst die Blätter von *Mimosa* in ihrem Verhalten näher ins Auge, so ist noch einmal zu betonen, dass die sämmtlichen Formen der Variationsbewegungen derselben nur unter Vermittelung besonderer Bewegungsorgane, der Gelenkpolster, zu Stande kommen. Für das Verständniss der Mechanik der durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen ist es aber von besonderer Wichtigkeit, diese Organe näher kennen zu lernen, und ich muss denselben daher zunächst einige Aufmerksamkeit widmen.

Das vollständig entwickelte, doppelt gefiederte Laubblatt der *Mimosa pudica* besteht aus einem 4—6 Centim. langen Stiel, welcher vorn die secundären Stiele trägt, denen die Blättchen ansitzen. Die sämmtlichen Theile des Laubblattes sind durch Bewegungsorgane unter einander verbunden, und zwar finden sich die Gelenkpolster, um die es sich hier handelt, sowohl an der Basis des Hauptblattstieles, der secundären Stiele, sowie der einzelnen Blättchen vor. Das Bewegungsorgan des Hauptblattstiels ist von fast cylindrischer Gestalt und besitzt eine Länge von 4—5, eine Dicke von 2—2,5 Millim.

Jedes Bewegungsorgan wird von einem axilen, wenig dehnbaren Fibrovasalstrang durchzogen. Dieser ist von einem relativ mächtig entwickelten Parenchymmantel umhüllt. Die Epidermis der Organe ist schwach entwickelt und spaltöffnungsfrei. Die rundlichen Zellen des Parenchyms umschliessen zumal in der Nähe des axilen Stranges grosse, luftführende Intercellularräume.

Erfahren die Blätter von *Mimosa* Erschütterungen, so treten die bereits oben erwähnten Phänomene ein. Der Hauptblattstiel senkt sich, die Einzelblättchen legen sich nach aufwärts zusammen. Will man die Erscheinungen, um die es sich hier handelt, specieller studiren, so darf man das Blatt nicht im Allgemeinen erschüttern, sondern man muss die einzelnen Theile desselben gesondert und vorsichtig berühren. Dabei zeigt sich, dass der Hauptblattstiel nur dann sofort Bewegungen ausführt, wenn die Unterseite seines Bewegungsorganes gereizt wird, während die Bewegung der Blättchen allein auf Reizung der Oberseite ihrer Gelenkpolster erfolgt. Uebrigens ist noch zu erwähnen, dass auch eine Fortleitung des Reizes in den Blättern beobachtet werden kann, denn die Reizung eines Blättchens ruft nicht nur die Bewegung eben dieses Pflanzentheils, sondern ebenso diejenige anderer Blättchen hervor.

In den Bewegungsorganen der Mimosenblätter besteht eine erhebliche Spannung. Der Parenchymmantel ist im Zustande activer Spannung begriffen, indem die Zellen desselben lebhaft Wasser anziehen, und daher stark turgesciren. Das Parenchym sucht den axilen Strang, sowie die Epidermis zu dehnen, wird aber natürlich in seinem Ausdehnungsbestreben selbst durch diese Theile der

[1]) Die wichtigste Literatur ist die folgende: MEYEN, Neues System d. Pflanzenphysiologie. Bd. 3. pag. 516; E. BRÜCKE, MÜLLER's Archiv f. Annalen u. Physiologie. 1848. pag. 434 und Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1864. Bd. 50. 2. Abth.; SACHS, Handbuch d. Experimentalphysiologie u. Lehrbuch d. Botanik; PFEFFER, physiologische Untersuchungen. 1873.

Gelenkpolster wesentlich behindert. In Folge eines Reizes zieht sich nun das Parenchym auf der für Reiz empfindlichen Seite der Bewegungsorgane (also z. B. bei den Hauptblattstielen das Parenchym der Unterseite) zusammen, während sich die für Reize unmittelbar unempfindliche antagonistische Seite des Parenchyms ausdehnt. Das Bewegungsorgan wird demnach auf seiner für Reiz empfänglichen Seite stets concav, auf der entgegengesetzten aber convex, und dadurch wird die Form der Variationsbewegung der einzelnen Theile des Mimosenblattes bestimmt.

Es handelt sich nun vor allem um die Entscheidung der Frage, weshalb das Parenchym der reizbaren Seite der Gelenkpolster in Folge eines Reizes eine Verkürzung erfährt, denn diese Verkürzung ist ohne Zweifel als die wesentlichste Ursache der in Rede stehenden Variationsbewegungen anzusehen. Dabei ist besonders zu betonen, dass die Reizbewegungen, obgleich dieselben schliesslich zu ganz ähnlichen Stellungsveränderungen der Blätter führen, wie dieselben auch durch Dunkelheit hervorgerufen werden, dennoch auf ganz anderem Wege wie diese letzteren zu Stande kommen. Lichtmangel führt ja zu einer Steigerung des Gesammtturgors der Zellen der Bewegungsorgane und erhöht deren Biegungsfestigkeit, während es von entscheidender Bedeutung ist, dass, wie Brücke in einer klassischen Abhandlung nachwies, Berührungen oder Erschütterungen die Biegungsfestigkeit und Steifheit der Gelenkpolster von *Mimosa* herabdrücken. Der genannte Forscher nimmt schon an, dass jede Berührung oder Erschütterung zu einem Wasseraustritt aus den Parenchymzellen der reizbaren Gelenkhälfte führt und die Richtigkeit dieser Anschauung ist durch Pfeffer's werthvolle Arbeiten (vergl. namentlich physiologische Untersuchungen, pag. 32) durchaus sicher gestellt worden.

Wird der Blattstiel einer *Mimosa* durch einen scharfen Schnitt von dem Gelenk abgetrennt, und die Pflanze nun im dampfgesättigten Raume einige Zeit lang sich selbst überlassen, so beobachtet man, dass in Folge eines Reizes, dem das Bewegungsorgan ausgesetzt wird, Wasser aus der Schnittfläche hervorschiesst.

Es sind aber nur die Zellen der reizbaren Seite der Gelenke, welche das Wasser verlieren, und zwar wird die Flüssigkeit im unversehrten Blatt, nachdem dieselbe von den früher lufterfüllten Intercellularräumen der Parenchymschichten der Bewegungsorgane aufgenommen worden ist, in diesen fortgeleitet. Ein kleines Quantum des in Folge eines Reizes aus den Zellen des Parenchyms der Gelenke austretenden Wassers geht auch in das Gefässbündel über, wird in diesem fortgeleitet und veranlasst, wie Dutrochet sowie Pfeffer zeigten, die bereits erwähnte Fortleitung des Reizes von einer berührten Stelle des *Mimosa*-Blattes zu einer nicht direkt gereizten. Nach alledem ist also der auf Reiz erfolgende Wasserverlust des Parenchyms der empfindlichen Gelenkhälfte die Ursache der Variationsbewegung. Einige Zeit nach eingetretener Reizbewegung füllen sich die Zellen auf's Neue mit Wasser, und die Mimosenblätter nehmen wieder diejenige Stellung an, welche sie vor stattgehabtem Reiz zeigten.

Es ist klar, dass die Zellen des Parenchyms der für Berührung empfindlichen Seite der Bewegungsorgane der Blätter von *Mimosa* in Folge eines Reizes eine Verminderung ihrer Turgorausdehnung erfahren. Ob diese Herabsetzung der Turgorausdehnung ihre Entstehung aber einer durch die Reizwirkung unmittelbar hervorgebrachten Senkung der Turgorkraft oder einer Modification der Widerstandsfähigkeit der dehnbaren Zellschichten verdankt, konnte bis jetzt nicht mit Sicherheit ermittelt werden.

Was die Mechanik der Filamentbewegungen von Cynareen anbelangt, so

kann ich mich mit Rücksicht auf die vorstehenden Darstellungen kurz fassen. Auch hier wird ein axiles Gefässbündel von einem Parenchymgewebe umgeben, und nach aussen folgt die Epidermis. Das Gefässbündel sowie die Epidermis sind negativ gespannt, während den Zellen des Parenchyms ein starkes Ausdehnungsbestreben eigenthümlich ist. Besondere Bewegungsorgane fehlen den Filamenten, vielmehr sind dieselben an allen Punkten fast gleich empfindlich für Reize. Sie contrahiren sich in Folge einer Berührung, es tritt eine bedeutende Verkürzung und Volumenveränderung des ganzen Pflanzentheiles ein, die auf eine Veränderung der Turgorausdehnung der Zellen des Parenchyms zurückgeführt werden muss. Das die Zellen verlassende Wasser ergiesst sich in die zwischen den Zellen der Parenchymschicht vorhandenen Intercellularräume und kann bei der Wiederverlängerung der Filamente auf's Neue von den erwähnten Zellen aufgenommen werden.



Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe.

Von

Dr. G. Haberlandt.

Erstes Kapitel.

Einleitung.

I. Das Princip der Arbeitstheilung.

Das Gesammtleben der Pflanze setzt sich aus einer Reihe verschiedener physiologischer Functionen zusammen, welche vielfach und complicirt ineinandergreifen und deren Endzweck in der Entwickelung des werdenden, in der Erhaltung des ausgebildeten Individuums besteht. Die Bedeutung gewisser physiologischer Vorgänge reicht sogar über das einzelne Individuum hinaus, indem dieselben die Erhaltung seiner ganzen Art zum Zwecke haben. — Damit dieses besondere und allgemeine Ziel erreicht werde, müssen die einzelnen physiologischen Functionen des Organismus möglichst ungestört und sicher von Statten gehen, ihre Wechselbeziehungen müssen geregelt sein, sodass sie sich gegenseitig fördern und nicht etwa zum Hemmniss werden. Das wichtigste Mittel, welches dem Organismus zu Gebote steht, um die nothwendige Gleichmässigkeit und Sicherheit seiner physiologischen Functionen zu erzielen, besteht in der Durchführung des Princips der Arbeitstheilung. Indem jede wichtige physiologische Leistung einem eigens dazu bestimmten Organe oder Gewebe übertragen wird, kann sich die weitgehendste Uebereinstimmung zwischen dem morphologischen Aufbau dieser einzelnen Apparate und den ihnen zugetheilten physiologischen Leistungen ausbilden.

Die Arbeitstheilung ist also Ursache der morphologischen Differenzirung, welche die Organe und Gewebe der Pflanzen in bald höherem, bald geringerem Maasse aufweisen. Je entschiedener und vielseitiger das Princip der Arbeitstheilung durchgeführt wird, auf einer desto höheren Stufe der Entwickelung und Organisation steht die betreffende Pflanze. Auch viele einzellige oder, um mit Sachs zu sprechen, nicht celluläre Pflanzen lassen in ihrem Aufbau eine gewisse Arbeitstheilung nicht verkennen; die Zellmembran fungirt als schützende Haut und als Festigungsapparat, die Chlorophyllkörner sind assimilatorische Organe, der Zellkern intervenirt möglicherweise bei den Fortpflanzungsprocessen und hat jedenfalls seine besondere Aufgabe. Wie weit bei einer nicht zelligen Structur die morphologische Differenzirung fortschreiten kann, dies lehrt uns z. B. die bekannte Algengattung *Caulerpa,* welche mit ihrem kriechenden Stengel und ihren

wurzel- und laubblattähnlichen Organen den allgemeinen Habitus einer hochdifferenzirten, vielzelligen Pflanze nachahmt. Bei nicht cellulärem Bau ist aber die Herstellung der vor Allem erforderlichen Festigkeit des Organismus mit zu grossen Schwierigkeiten verknüpft. Die in der *Caulerpa* zahlreich ausgespannten Cellulosefäden[1]) sind zwar eine ganz wirksame Versteifungseinrichtung, allein einer Landpflanze wäre damit nur wenig gedient. Dieselbe bedarf der wirksameren Aussteifung mittelst ganzer Cellulosewandungen, welche sich nach verschiedenen Richtungen schneiden und derart eine fächerige, d. i. zellige Structur der Pflanze bedingen. Den einfachsten Fall repräsentirt uns in dieser Hinsicht ein beliebiger Algen- oder Pilzfaden, dessen Querwände augenscheinlich den Zweck haben, in gewissen Abständen als Aussteifungsplatten zu fungiren, durch welche die dünne, zarte Celluloseröhre vor dem Einknicken bewahrt wird. Diese Querwände fächern die ganze Röhre, sie zertheilen das gesammte Plasma in ebenso viele Portionen als Fächer gebildet wurden und damit ist die Röhre zu einem Zellfaden geworden.

Die soeben angeführte Zerklüftung oder Zertheilung des Gesammtplasmas der Pflanze in einzelne kleine Portionen, welche nun zu selbstständigen Plasma-Individuen werden, ist für das Princip der Arbeitstheilung und die damit zusammenhängende morphologische Differenzirung des Organismus von grösster Tragweite. Es sind damit unzählige kleine Arbeiter, es sind Elementarorganismen gewonnen, welchen mit viel grösserer Leichtigkeit verschiedenartige Aufgaben zugewiesen werden können, als einem einzigen, unzertheilten, grossen Plasmakörper. Damit geht Hand in Hand eine leichtere, raschere und ausgiebigere Differenzirung des inneren und äusseren Baues der Pflanze. So bildet die zellige Structur des Pflanzenleibes eine der nothwendigsten Voraussetzungen für eine durchgreifende Arbeitstheilung und ihre morphologischen Consequenzen. Dieser mit einem zelligen Aufbau verbundene Vortheil verliert nicht im Geringsten an seiner grossen Bedeutung, wenn er auch von der Natur nicht direkt angestrebt wurde, wenn er sich vielmehr gewissermassen als blosser Nebengewinn einstellte, indem durch die Wandbildung und Fächerung im Innern der Pflanze zunächst eine mechanische Aussteifung bezweckt wurde, um grössere Pflanzenformen zu ermöglichen.[2]) — Uebrigens haben wir mit diesen Auseinandersetzungen bereits ein Gebiet betreten, auf welchem gegenwärtig noch die Hypothese herrscht. Die Frage nach den Ursachen und Vortheilen der zelligen Structur des Pflanzenkörpers liess sich aber in der Einleitung dieser Abhandlung, welche die physiologischen Aufgaben der Gewebe zum Gegenstande hat, nicht ganz bei Seite schieben. —

II. Die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise der Gewebe.

Unter einer Gewebeform oder Gewebeart versteht man im Allgemeinen eine Verbindung von Zellen, welche ein oder mehrere bestimmte Merkmale gemeinsam haben. Diese Merkmale können entwicklungsgeschichtlicher, topographischer, morphologischer oder physiologischer Natur sein. So kann man z. B. Alles, was aus der äussersten Zellschicht des jugendlichen Pflanzentheiles, dem Dermatogen HANSTEINS hervorgeht, als eine bestimmte Gewebeart zusammen-

[1]) Vergl. SCHWENDENER, Das mechanische Princip etc. pag. 168.

[2]) SACHS, Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg. Bd. II. Heft I. pag. 90; ferner SCHWENDENER, Mechanisches Pr... pag. 167 u. 168.

fassen und als Epidermis bezeichnen. Das gemeinsame charakteristische Merkmal ihrer einzelnen Zellen ist in diesem Falle ihre entwicklungsgeschichtliche Herkunft. Man könnte aber ebenso gut bloss die äusserste Zellschicht des ausgewachsenen Pflanzentheiles als die mit dem Namen »Epidermis« zu bezeichnende Gewebeart hinstellen. Das charakteristische Merkmal ihrer Zellen würde dann ausschliesslich in ihrer topographischen Lagerung zu suchen sein. In ähnlicher Weise können auch morphologische und physiologische Merkmale herangezogen werden, um die Epidermis als bestimmte Gewebeart zu charakterisiren.

Man könnte vielleicht meinen, dass es im Grunde genommen von keiner grossen Bedeutung sei, nach welchem Eintheilungsprincip man bei der Classification der pflanzlichen Gewebe vorgeht, wenn nur das jeweilige Princip auch folgerichtig angewendet wird. Dagegen ist aber zu erinnern, dass in der Art der Eintheilung sich zugleich die ganze Betrachtungsweise wiederspiegelt, dass in ihr der Grundgedanke zum Ausdruck kommt, von welchem die jeweilige Forschungsrichtung geleitet wird. Ein Histologe, welcher die Gewebe nach rein morphologischen Merkmalen gruppirt, wird dieselbe in ganz anderer Weise schildern, jedem Detail einen ganz anderen Platz zuweisen, als ein anderer Forscher, der die Gruppirung nach entwicklungsgeschichtlichem oder physiologischem Principe vornimmt. Von diesem Gesichtspunkte aus sind die nachfolgenden Erörterungen aufzufassen.

Die Abgrenzung der verschiedenen Gewebearten wird natürlich verschieden ausfallen, je nach dem Eintheilungsprincipe, welches man zur Anwendung bringt. Um aber eine möglichst natürliche, im Wesen der Sache selbst begründete Eintheilung und Abgrenzung vornehmen zu können, wird man sich zunächst die Frage zu beantworten haben, welche Art von Merkmalen für die einzelnen Gewebearten am meisten charakteristisch sei? Die Antwort auf diese Frage wird nun durch den Umstand nahe gelegt, dass die Differenzirung des Pflanzenkörpers in verschiedene Gewebearten eine Folge des Princips der Arbeitstheilung ist, dass mithin die wirklich charakteristischen Merkmale der Gewebe mit ihren physiologischen Functionen im engsten Zusammenhange stehen müssen. Jede physiologische Function setzt einen bestimmten anatomischen Bau voraus, welcher sich mit ihr in Uebereinstimmung befindet. Demnach kann jedes morphologische Merkmal eines Gewebes, von dem die angeführte Uebereinstimmung nachgewiesen worden, als ein anatomisch-physiologisches Merkmal bezeichnet werden. Es ist nach alledem einleuchtend, dass die Eintheilung und Abgrenzung der verschiedenen Gewebearten nach anatomisch-physiologischen Kennzeichen unter allen Eintheilungsweisen die natürlichste ist und auf breitester Grundlage ruht. Für die Pflanze hat die Verschiedenartigkeit der Gewebe bloss insofern einen Sinn und eine Bedeutung, als damit zugleich eine Verschiedenheit der physiologischen Functionen verknüpft ist; würde die Forschung sachgemäss handeln, wenn sie die Verschiedenheit der Gewebe von anderen Gesichtspunkten aus betrachten wollte?

Die Anwendung des anatomisch-physiologischen Eintheilungsprincipes in der Lehre von den pflanzlichen Geweben datirt erst seit verhältnismässig kurzer Zeit. Im Jahre 1874 veröffentlichte S. SCHWENDENER, damals Professor der Botanik in Basel, sein grundlegendes Werk über »Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen,«[1] in welchem zum ersten Male die Ab-

[1] Der vollständige Titel des Werkes lautet: Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen, mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Mit

grenzung und Charakterisirung eines Gewebesystems nach anatomisch-physiologischen Merkmalen consequent durchgeführt wurde. Es war dies das mechanische Gewebesystem, das Skelet der Pflanzen, dessen Bau und Anordnung auf Grund seiner physiologischen Function die überzeugendste Erklärung fand. Wenn auch in diesem Werke nicht direkt ausgesprochen wurde, dass die botanische Forschung bei diesem einen anatomisch-physiologischen Gewebesystem nicht stehen bleiben dürfe, so konnte doch nur ein kurzsichtiger Leser daran zweifeln, dass die Aufstellung des mechanischen Gewebesystems bereits von der Voraussetzung ausging, es sei die naturgemässeste Eintheilung und Betrachtung der Gewebe auf anatomisch-physiologischer Grundlage durchzuführen. Uebrigens hat SCHWENDENER alle diesbezüglichen Zweifel in einer Rede zerstreut, welche er als Mitglied der königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin in der öffentlichen Sitzung zur Feier des LEIBNIZ'ischen Jahrestages am 8. Juli 1880 abhielt, und aus welcher an dieser Stelle jener Absatz reproduzirt werden möge, welcher die Ziele der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise klar und bündig kennzeichnet.

Nachdem SCHWENDENER seine Mitarbeiterschaft an dem gemeinschaftlich mit NÄGELI verfassten Werke »Das Mikroskop« erwähnt hatte, lautete die Fortsetzung seiner Rede folgendermassen: »Meine Vorliebe für exactwissenschaftliche Arbeiten wurde dadurch nur bestärkt; die bloss beschreibende Anatomie und Entwicklungsgeschichte vermochte mich nicht mehr zu befriedigen. Es war mir Bedürfniss geworden, eine Vertiefung des mikroskopischen Studiums dadurch anzustreben, dass ich es versuchte, für die anatomischen Thatsachen, welche den Bau und die Anordnung bestimmter Gewebe betreffen, das sie beherrschende Princip aufzufinden. Ich glaube auf diesem Wege eines der ausgeprägtesten anatomischen Systeme, dasjenige nämlich, welches die Festigkeit der pflanzlichen Organe bedingt, als eine nach den Grundsätzen der Mechanik ausgeführte und den äusseren Lebensbedingungen angepasste Construction dargestellt und damit nach Bau und Function richtig erkannt zu haben. Es ist dies allerdings nur ein kleiner Schritt nach einem entfernten Ziel; was mir vorschwebt, ist eine in analoger Weise durchgeführte anatomisch-physiologische Betrachtung der sämmtlichen Gewebesysteme, mit Einschluss der lokalen Apparate zu bestimmten Zwecken, in gewissem Sinne also eine Physiologie der Gewebe, welche das zwar stattliche und durch ernste Arbeit zu Stande gebrachte, aber an sich doch todte Lehrgebäude der Anatomie durch die Klarlegung der Beziehungen zwischen Bau und Function zu ergänzen und neu zu beleben, in manchen Einzelheiten wol auch naturgemässer zu gliedern hätte.«

Dieses sind also die Ziele der »anatomisch-physiologischen Forschungsrichtung«, welche von ihrem Begründer und seinen Schülern (darunter auch dem Verfasser der vorliegenden Abhandlung), bei allen anatomischen und histologischen Untersuchungen zur Richtschnur genommen werden. Die vorliegende Abhandlung basirt zum grossen Theile auf den bisher veröffentlichten Arbeiten dieser Schule und bildet so ein abgerundetes und durch verschiedene neue Beobachtungen ergänztes Referat über diese Arbeiten. Denn was bisher von anderen Forschern über die physiologischen Leistungen der vegetabilischen Gewebe mit Rücksicht auf die Uebereinstimmung zwischen Bau und Function gesagt wurde, beschränkt

---

13 Holzschnitten und 14 lithogr. Tafeln in Farbendruck. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. 1874.

sich mit wenigen Ausnahmen auf bloss gelegentliche Bemerkungen oder aphoristisch hingeworfene Ideen. Gerade auf diesem Gebiete kann aber bloss ein planvolles Arbeiten, ein consequentes Verfolgen der Grundidee zu wahrhaften und dauernden Erfolgen führen.

Zum Verständnisse der folgenden Abschnitte dürfte es nicht unwesentlich beitragen, wenn ich anschliessend an diese einleitenden Bemerkungen es versuche, die allgemeine Stellung der anatomisch-physiologischen Forschungsrichtung und ihren Zusammenhang mit den anderen Zweigen der Botanik eingehender zu besprechen. Zu diesem Behufe sei es mir gestattet etwas weiter auszuholen.

Auf jede morphologische Eigenschaft eines Organismus, mag sie nun in der Form einer bestimmten Zelle, im Bau ihrer Wandungen, in der Anordnung eines Gewebes, in der Stellung eines Organes etc. bestehen, lässt sich das Causalitätsprincip in doppelter Weise anwenden. Indem wir die morphologische Eigenschaft als Wirkung auffassen, können wir nach zwei Seiten hin nach ihren Ursachen forschen und demgemäss zwei diesbezügliche Fragen stellen. Die erste Frage lautet: Welche Combination von chemischen und physikalischen Kräften bewirkt das Zustandekommen der morphologischen Erscheinung? Die Antwort auf diese Frage erklärt uns das jeweilige Factum auf causal-mechanische Weise. Die zweite Frage dagegen lautet folgendermassen: Welchen Endzweck hat die morphologische Thatsache für den Organismus als lebendes Wesen? Mit anderen Worten: welches ist ihre physiologische Function, und in welcher Weise giebt sich die morphologische Thatsache als Mittel zu diesem Zwecke zu erkennen? Auch die Beantwortung dieser Frage erscheint als Causal-Erklärung, indem sie die Function als Ursache, die damit übereinstimmende morphologische Eigenschaft als Wirkung hinstellt. Es ist dies aber keine mechanische, sondern eine teleologische Erklärung.

Den anscheinend unüberwindlichen Gegensatz dieser beiden Erklärungsweisen aufzulösen, den inneren Zusammenhang zwischen den »wirkenden Ursachen« *(causae efficientes)* und den Endursachen *(causae finales)* klar zu legen: diese Aufgabe bildet bekanntlich eines der ältesten und wichtigsten Probleme des philosophischen Denkens. Unabhängig von einander können die wirkenden und die Endursachen gleichzeitig nicht bestehen. Die exacte Naturforschung wenigstens musste ein solches unvermitteltes Nebeneinander perhorresciren, und da sie auf die Ergründung der mechanischen Ursachen des Zustandekommens der Naturerscheinungen nicht verzichten durfte, ohne ihren Charakter als exacte Forschung aufzugeben, so musste sie consequenter Weise alle teleologischen Erklärungsversuche bis auf Weiteres von ihrem Gebiete streng ausschliessen.

Durch einen »Zauberschlag des Genies« wurde nun auf einmal die Scheidewand durchbrochen, welche die mechanische und teleologische Erklärungsweise trennte und der lang zurückgestaute Strom der Forschung konnte sich ungehindert in das neue breite Bett ergiessen. Dem Scharfsinne Charles Darwin's blieb es bekanntlich vorbehalten, für die teleologische Erklärungsweise die mechanische Formel zu finden. Im »Kampfe ums Dasein« werden nur jene morphologischen Variationserscheinungen durch Vererbung fixirt, welche einen möglichst sicheren, vollständigen und glatten Verlauf aller physiologischen Functionen gewährleisten. Oder genauer gesagt, es bleiben diejenigen Combinationen von chemischen und physikalischen Kräften durch Vererbung erhalten, welche bei jedem einzelnen Individuum der betreffenden Species die vortheilhaften

morphologischen Eigenschaften causalmechanisch hervorrufen. So werden die wirkenden Ursachen mit den Endursachen verknüpft; die einen bewirken das Zustandekommen der morphologischen Thatsache in der Entwicklung des einzelnen Individuums, die anderen dagegen bewirken das Gleiche in der historischen Entwicklung der ganzen Species. —

Weil es nun, wie wir oben gesehen haben, die Aufgabe der anatomisch-physiologischen Forschungsrichtung ist, den Causalnexus zwischen Bau und Function aufzudecken, d. h. den Bau der Pflanzengewebe auf Grund ihrer physiologischen Leistungen zu erklären, so hat diese Richtung selbstverständlich die Anerkennung der Grundlehren des Darwinismus zur Voraussetzung; sie überträgt diese Lehren auf das histologische Gebiet, sie weist den anatomischen Bau und die Anordnung der Gewebe als eine Reihe von Anpassungserscheinungen nach. So giebt sich die ganze Richtung als ein Zweig darwinistischer Forschung zu erkennen.

Fassen wir die Beziehungen der neuen Richtung zu den einzelnen Zweigen der Botanik ins Auge, so haben wir zunächst an die descriptive Anatomie und Histologie zu denken. Vor dieser hat die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise Alles voraus, was eine erklärende Wissenschaft der bloss beschreibenden voraus hat. Besonders ist zu betonen, dass eine im wahren Sinne des Wortes vergleichende Anatomie der Pflanzen erst auf Grund der Ergebnisse aufgebaut werden kann, welche die anatomisch-physiologische Richtung zu Tage fördert. Denn vor Allem handelt es sich hier darum, Vergleichbares zu vergleichen; wenn aber, wie in der descriptiven Anatomie, die Eintheilung und Abgrenzung der Gewebe blos nach rein morphologischen Merkmalen erfolgt, welche nach Gutfinden herausgegriffen werden, worin liegt dann die Gewähr, dass nicht Unvergleichbares verglichen wird? In der That ist die rein descriptive Anatomie dieser Gefahr oftmals genug unterlegen. So sind z. B. unter den Begriff der »Markstrahlen« ganz heterogene Dinge zusammengefasst worden. Auch der Begriff der »Hautgewebe« erwiess sich dehnsamer, als für eine richtige Vergleichung nützlich war. Ferner wäre auch noch darauf hinzuweisen, dass die descriptive Anatomie alle Abweichungen vom gewöhnlichen Bau der Organe und Gewebe als unverständliche »Anomalien« aufzufassen gezwungen ist, während die physiologische Anatomie solche Anomalien als Anpassungserscheinungen an besondere Lebensbedingungen nachweist und sie derart als Prüfsteine für die Richtigkeit ihrer Vorstellungen verwerthet. Welche der beiden Richtungen die Einheit der Naturauffassung mehr fördert, steht ausser Frage.

Verschiedenartig sind die Beziehungen der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise zur entwicklungsgeschichtlichen Forschung. Zunächst ist es von Interesse zu erfahren, aus was für Bildungsgeweben jedes einzelne anatomisch-physiologische Gewebesystem hervorgeht. Ist dasselbe eine entwicklungsgeschichtliche Einheit, oder werden verschiedene Bildungsgewebe zu seiner Herstellung verwendet? Nach allem bisher Bekannten ist letzteres der Fall. Die entwicklungsgeschichtliche Herkunft der einzelnen Systeme ist überaus verschiedenartig und man geht kaum zu weit, wenn man in dieser Hinsicht behauptet, dass Alles aus Allem werden könne. Mit dieser Erkenntniss wird aber der Entwickelungsgeschichte, deren Bedeutung auf histologischem Gebiete vielfach überschätzt wurde, wieder der ihr gebührende Platz zugewiesen. Es geht nicht an, den fertigen Zustand gewissermassen als letztes Entwicklungsstadium zu betrachten.

und »über das voir venir die Dinge selbst, die da kommen sollen, zu vernachlässigen.«[1]) Dass der Entwicklung ein bestimmtes Ziel gesteckt ist, wird aber desto klarer werden, je mehr wir an dem fertigen Zustande nicht blos die morphologische, sondern gleichzeitig auch die functionelle Seite ins Auge fassen. — Wenn man diese doppelte Betrachtungsweise auch beim Studium der Entwicklungsgeschichte acceptirt, dann erweitert sich der Rahmen dieses Forschungszweiges in sehr erwünschter Weise. Wir werden uns dann nicht mehr mit der blossen Erkenntniss der morphologischen Aenderungen begnügen, welche ein bestimmtes Gewebe im Laufe seiner Entwicklung erfährt, sondern gleichzeitig auch zu erforschen trachten, in welcher Weise das sich entwickelnde Gewebe allmählich immer tauglicher wird, die physiologische Function zu erfüllen, zu welcher es im fertigen Zustande bestimmt ist. So macht sich auch in der Entwicklungsgeschichte ein physiologischer Gesichtspunkt geltend; es wird die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Function verfolgt, die ja nicht plötzlich und unvermittelt beginnt, nachdem das betreffende Gewebe seine vollständige Ausbildung erreicht hat[2]).

Die Entfremdung welche sich auf dem Gebiete der Botanik zwischen anatomischer und physiologischer Forschung allmählich eingestellt hatte, war auch der Entwicklung der Pflanzenphysiologie nicht günstig. Wenn der Physiologe sich beim Anatomen oder Histologen in irgend einer Frage Raths erholen wollte, dann wurde ihm meist mit rein morphologischen Thatsachen gedient, die ihn begreiflicherweise nicht zufriedenstellen konnten. Denn der Anatom scheute sich bei seinen Untersuchungen vor einer »unwissenschaftlichen Vermengung« von morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten; der Physiologie aber blieb unter solchen Umständen nichts übrig, als sich einseitig auf ihre chemisch-physikalischen Methoden zu beschränken. So lange man nicht genau weiss, welchen physiologischen Functionen die verschiedenen Gewebe angepasst sind und wie diese Anpassung durchgeführt ist, fehlen ja die meisten Anhaltspunkte für eine richtige Beurtheilung der Aenderungen, welche durch abgeänderte Lebensbedingungen im anatomischen Bau der Pflanze hervorgerufen werden. Erst die Ergebnisse der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise werden auch den Experimental-Physiologen veranlassen, bei seinen Untersuchungen häufiger als bisher des Mikroskops sich zu bedienen. Die Fragen des Heliotropismus und Geotropismus, des Saftsteigens etc. würden sich wahrscheinlich in manchen Punkten rascher klären, wenn man auf die anatomische Untersuchung der dem Experimente unterworfenem Objecte ein grösseres Gewicht legen würde. —

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die anatomisch-physiologische Richtung allmählich auch auf die Systematik von Einfluss werden und die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen klarlegen helfen wird. Unsere gegenwärtige Systematik der Phanerogamen ist fast ausschliesslich eine Blüthensystematik;[3]) sie nimmt nicht gleichmässig auf den gesammten inneren und äusseren Bau der Pflanze Rücksicht, sondern bevorzugt die äussere Gestaltung bestimmter Organe und Organsysteme in auffälligster Weise. Mit der Annahme,

---

[1]) DE BARY, Vergleichende Anatomie. Vorwort. pag. IX.

[2]) Meines Wissens liegen bisher in der bot. Literatur nur wenige Arbeiten vor, welche von ähnlichen Gesichtspunkten ausgehen; vergl. u. A. die Abhandlung v. HÖHNEL's »Ueber den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwickelung des Blattes« in WOLLNYS Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. I. Bd. 4. Heft.

[3]) Vergl. SCHWENDENER, Mechanisches Princip. pag. 173.

dass die Eigenthümlichkeiten des Blüthenbaues die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der höheren Pflanzen am klarsten und ungefälschtesten zum Ausdruck bringen, hilft man der Blüthensystematik noch keineswegs über jene Klippen hinweg, welche allen mehr oder weniger künstlichen Systemen gefährlich werden: denn die Voraussetzung, dass die Organe der Blüthe die nach Form, Zahl und Stellung beständigsten, durch äussere Einflüsse am wenigsten leicht abzuändernden Theile der Pflanze seien, trifft durchaus nicht immer zu. Man weiss gegenwärtig, dass die Organe der Blüthe, mit allen Eigenthümlichkeiten ihrer Form und Stellung, ebenso allmählich auf dem Wege der natürlichen Züchtung als Anpassungserscheinungen herangebildet wurden, wie die übrigen, vegetativen Organe der Pflanze. Die moderne Blumentheorie hat gerade im Bereiche des Blüthenbaues die merkwürdigsten und complicirtesten Anpassungen an äussere Verhältnisse, speciell an die Lebensgewohnheiten der Insektenwelt nachgewiesen und so den Glauben an eine wenn auch nur relative Formbeständigkeit im Blüthenbau der Pflanze sehr erschüttert. Neuerdings hat auch SCHWENDENER's »Mechanische Theorie der Blattstellungen« zu einer mehr skeptischen Auffassung des Werthes der Blüthencharaktere beigetragen; in diesem Werke wurde nämlich gezeigt, dass die Stellungen der Organe in der Blüthenregion von genau denselben mechanischen Bedingungen abhängen wie in der Laubblattregion, dass die »Juxtappositionstheorie« hier wie dort den Schlüssel zu einer mechanischen Erklärung der Stellungsverhältnisse darbietet. In der Blüthenregion treten sogar die verschiedenartigsten Störungen hinsichtlich der Zahl und Stellung der Organe noch leichter auf als in der vegetativen Region, weil die »Mechanik des Blüthenbaues« entsprechend complicirter ist. —

Es muss hiernach in hohem Grade wünschenswerth erscheinen, auch die Ergebnisse der vergleichend anatomischen Forschung zu systematischen Zwecken verwerthen zu können und so das »natürliche Pflanzensystem« auf eine breitere Grundlage zu stellen. Es ist zwar schon viel über den systematischen Werth anatomischer Charaktere geschrieben worden, doch wurde bislang eine Einigung hierüber nicht erzielt. Einzelne Versuche waren in dieser Hinsicht von Erfolg begleitet; so ist z. B. die systematische Bedeutung des anatomischen Baues der Samenschalen schon wiederholt hervorgehoben worden. Von anderer Seite konnte man dagegen auf Arbeiten hinweisen, aus welchen die Unbrauchbarkeit anatomischer Charaktere für Zwecke der Systematik deutlich hervorzugehen schien. Unter diesen Arbeiten ist namentlich FR. KAMIÉNSKI's »Vergleichende Anatomie der Primulaceen« (Halle 1879) beachtenswerth. Mit besonderer Rücksichtsnahme auf diese Arbeit hat nun vor Kurzem WESTERMAIER[1]) eine sehr dankenswerthe Erörterung der ganzen Frage vorgenommen und namentlich die Gesichtspunkte klargelegt, von welchen aus eine erfolgversprechende Heranziehung anatomischer Charaktere zu Zwecken der Systematik allein möglich ist. Er betont mit Recht, dass es sich hierbei vor Allem darum handle, nur Vergleichbares zu vergleichen, und dass bloss die aus einer solchen Vergleichung hervorgehenden Resultate für die Systematik verwerthbar seien. Ebenso wie bei ein und derselben Pflanze die unterirdischen Organe einen ganz andern Bau zeigen, als die oberirdischen, werden auch die gleichwerthigen Organe von nahe verwandten Pflanzenformen, welche aber verschiedenen Standorten angepasst sind, einen vielleicht

[1]) Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. I. die Ausbildung des mechanischen Gewebesystems als Familiencharakter. Monatsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Berlin. 1881. pag. 1056.

sehr verschiedenen anatomischen Bau zeigen, ohne dass selbstverständlich aus diesem Umstande zu folgern wäre, die anatomischen Merkmale seien für die Systematik werthlos. Wenn in einer Gruppe unzweifelhaft zusammengehöriger Pflanzen eine wasserliebende Species sich befindet, während die übrigen ausgesprochene Landbewohner sind, so wird es Niemand überraschend finden, wenn der anatomische Bau jener einen Species einen in Manchem abweichenden Charakter aufweist, wenn z. B. ihr Grundgewebe von grossen Lufträumen durchzogen wird, welche dem Grundgewebe der landbewohnenden Formen fehlen. Ganz analoge Erscheinungen können sich ja auch im Bau der Blüthen zeigen. Stellen wir uns vor, in einer Gruppe von nahe verwandten Pflanzen seien die Blüthen aller Species bis auf eine an den Besuch kurzrüsseliger Insekten, z. B. der Fliegen, angepasst; diese eine Species dagegen sei auf den Besuch langrüsseliger Schmetterlinge angewiesen; dann wird sich die Blüthe dieser einen Species höchst wahrscheinlich durch auffallende Spornbildungen oder langröhrige Blumenkronen, auf deren Grund der Nektar ausgeschieden wird, von den Blüthen der übrigen Species sehr wesentlich unterscheiden[1]). Ebensowenig als nun der Systematiker sich durch derartige abweichende Blüthenbildungen beirren lässt, von welchen er weiss, dass sie mit bestimmten biologischen Eigenthümlichkeiten zusammenhängen, — ebensowenig darf er andererseits auf jene Abweichungen im anatomischen Bau der Pflanzen Gewicht legen, von welchen man nachweisen kann, dass sie gleichfalls nur der morphologische Ausdruck besonderer biologischer Eigenthümlichkeiten sind.

Die Möglichkeit diesen Nachweis zu führen, bildet nun allerdings eine Voraussetzung für die richtige Beurtheilung des systematischen Werthes anatomischer Charaktere. Wenn man von einem bestimmten Gewebe nicht anzugeben weiss, welcher Function es dient und in welcher Weise es als Werkzeug dieser Function dient, dann nützen alle Kenntnisse über seinen anatomischen Bau nur wenig, weil man die primären von den secundären oder richtiger, die früher erworbenen von den später erlangten Merkmalen nicht zu unterscheiden im Stande ist. Zu diesen »secundären« Merkmalen rechnen wir alle diejenigen anatomischen Charaktere, welche sich aus einer relativ späten Anpassung an besondere Lebensverhältnisse ergeben. Ein Beispiel, welches ich der Abhandlung WESTERMAIER's entnehme, wird das Gesagte noch deutlicher machen. Die Blüthenschäfte fast aller Primulaceen besitzen als biegungsfeste Organe einen Bastring, beziehungsweise einen Hohlcylinder aus Bastgewebe; der Blüthenschaft von Cyclamen dagegen weist an Stelle eines Bastringes bloss einen sehr schwach entwickelten subepidermalen Collenchymring auf. Nun ist es aber eine bekannte biologische Eigenthümlichkeit des Blüthenschaftes von Cyclamen, dass sich derselbe zur Zeit der Fruchtreife schraubig einrollt. Diese Einrollung wäre bei Vorhandensein eines verhältnissmässig starren Hohlcylinders aus Bastgewebe unmöglich, die Ausbildung eines solchen unterbleibt also, und das denselben vertretende subepidermale Collenchymgewebe ist geschmeidig genug, um dem mechanischen Vorgange der Einrollung keinen nennenswerthen Widerstand entgegenzusetzen. Hier ist also die Stellvertretung des Bastringes durch schwach

[1]) Derartige Anpassungen seitens einiger weniger Species eines grösseren Formenkreises kommen thatsächlich vor. Von den Gentiana-Arten der Hochalpen besitzen einige (*G. bavarica* und *verna*) »Schwärmerblumen« mit auffallend langen Blumenröhren. Vergl. H. MÜLLER, Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. Encyklopädie der Naturwissenschaften. Handbuch der Botanik. I. B. pag. 62.

ausgebildetes Collenchym ein unwesentliches anatomisches Merkmal, weil es durch die vorhin erwähnte biologische Eigenthümlichkeit des Blüthenschaftes bedingt wird.

In ähnlicher Weise gelingt es nun WESTERMAIER, sämmtliche von KAMIENSKI aufgestellten fünf Typen im Stengelbau der Primulaceen, welche die Unbrauchbarkeit anatomischer Charaktere zu Zwecken der Systematik darthun sollten, mit den biologischen Eigenthümlichkeiten der betreffenden Formen in Beziehung zu setzen, oder doch eine solche Beziehung sehr wahrscheinlich zu machen. Wenn man von all diesen Beziehungen und ihren anatomischen Consequenzen absieht, so gelangt man mit WESTERMAIER zu dem Ergebniss, dass im Vorhandensein eines Bastringes mit innenseitig angelegten Mestombündeln ein anatomischer Familiencharakter der Primulaceen zu erblicken ist.

Aus dem bisher Gesagten geht wohl zur Genüge hervor, dass die Systematik nur an der Hand der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise in die Lage versetzt wird, auch die anatomischen Charaktere der verschiedenen Pflanzenformen in den Bereich ihrer vergleichenden Untersuchungen zu ziehen. »Der Grad des Erfolges hängt auf's Innigste mit dem Stand der Gewebephysiologie zusammen; je grösser die Zahl der nach Bau und Function durchforschten Gewebesysteme, desto sicherer sind die aus solchen Vergleichen gezogenen Folgerungen, desto umfassender gestalten sich die Schlüsse auf die wahre Verwandtschaft der Gewächse.« Bisher sind nun derartige Untersuchungen bloss mit Rücksicht auf das mechanische Gewebesystem angestellt worden. Bereits SCHWENDENER hat in seinem schon mehrmals erwähnten Werke[1]) darauf aufmerksam gemacht, dass in der Ausbildung des mechanischen Systems bei den Cyperaceen noch heutzutage jene Schwankungen zum Ausdruck kommen, welche einst beim Uebergange von der Cyperaceen zu den lilienartigen Gewächsen (oder umgekehrt) stattgefunden haben; »es ist dies einer der Fälle, setzt der Verfasser hinzu, wo die Metamorphosen des mechanischen Systems in der gegenwärtigen Vegetation vollständiger vertreten sind, als diejenigen der Blüthe und Frucht.« Ebenso werden wol noch in vielen anderen Fällen die anatomischen Charaktere auf Verwandtschaftsverhältnisse ein Licht werfen, zu deren Erkennung das Studium des Blüthenbaues nur wenig oder gar nichts beiträgt.

Zu den gelungenen Versuchen auf diesem Gebiete wäre schliesslich noch die von E. HACKEL[2]) vorgeschlagene Eintheilung der *Festucae auriculatae* nach der Ausbildungsweise des mechanischen Gewebesystems in den Laubblättern beizuzählen. Diese Gruppe von *Festuca*-Arten macht dem Systematiker wegen der grossen Unbeständigkeit ihrer im Bereiche des Blüthenstandes auftretenden morphologischen Charaktere grosse Schwierigkeiten. »Die Variationen in Bezug auf Form, Grösse, Behaarung und Begrannung der Spelzen, Ausbreitung der Rispe etc. standen, wie wir annehmen müssen, in keinem Zusammenhange mit den Lebensbedingungen der Pflanze,« sie wurden nicht fixirt und wechseln deshalb noch heute stets von Neuem. Dagegen waren die Variationen in der Ausbildung des mechanischen Systems der Laubblätter in Bezug auf die Standortsverhältnisse bald vortheilhaft, bald unvortheilhaft; die ersteren wurden demnach allmählich fixirt und so lassen sich nun mit HACKEL drei Gruppen der *Festucae auriculàtae* unterscheiden: 1. *Cylindricae*; Blatt zusammengedrückt;

---

1) Mechanisches System etc. pag. 73.

2) Zur Kenntniss der ungarischen Festuca-Arten. Természetrajzi füzetek. II. B. 4. Abth. 1878.

cylindrisch, sehr starr; unter der Epidermis der Unterseite eine continuirliche, gleichdicke Bastlage. 2. *Canaliculatae;* Blatt im frischen Zustande platt-cylindrisch, ziemlich starr; unter dem Mittelnerv und an den Rändern grosse und breite Bastbündel. 3. *Angulatae;* das Blatt weit schlaffer und zarter als bei den vorigen Typen; unter jedem Gefässbündel ein ungefähr gleichdicker subepidermaler Baststrang. Diese anatomischen Charaktere sind nach HACKEL von grosser Constanz und desshalb sehr gut verwerthbar, um darauf eine feste Gruppirung der einzelnen Arten zu basiren. Wenn nun auf diese Weise die morphologischen Consequenzen biologischer Eigenthümlichkeiten, welche wir vorhin als secundäre Merkmale bezeichneten, den Zwecken der Systematik dienstbar gemacht werden, so befinden wir uns, nach der Anerkennung eines solchen Verfahrens, in einem scheinbaren Widerspruche mit unseren obigen Auseinandersetzungen. Allein es ist nicht zu vergessen, dass die Aufgabe der Systematik eine doppelte ist. Sie hat erstens das Gemeinsame der verschiedenen Formen, und somit ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln; auf diese Weise vereinigt sie die verschiedenen Formen in höhere systematische Einheiten, in Familien, Ordnungen u. s. w. Bei der Lösung dieser Seite ihrer Aufgabe muss die Systematik offenbar in der oben erwähnten Weise vorgehen, indem sie von den biologischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Formen und ihrer morphologischen Folgeerscheinungen vollständig absieht. Die Systematik hat aber auch die Aufgabe, das Unterscheidende der einzelnen Formen festzustellen, dieselben auseinanderzuhalten und zu diesem Behufe stützt sie sich naturgemäss am sichersten auf jene morphologischen Merkmale, welche mit den biologischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Formen im direktesten Zusammenhange stehen

Wenn wir uns nunmehr der Pflanzengeographie zuwenden, so erscheint uns die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise der Organe und Gewebe dazu berufen, auf die Methode der pflanzengeographischen Forschung geradezu reformirend einzuwirken. Es ist bekanntlich Aufgabe dieses Zweiges der Botanik, die Verbreitung der Pflanzenwelt auf der Erde festzustellen und die Ursachen klarzulegen, welche die räumliche Anordnung der Vegetation beherrschen. Diese Ursachen sind theils historischer Art, indem die gegenwärtige Anordnung der Gewächse an ihre Vertheilungsweise in früheren geologischen Perioden sich anschliesst, theils sind sie klimatischer Art, weil jede Pflanze nur dort dauernd bestehen kann, wo sie die ihr zusagenden klimatischen Existenzbedingungen findet. Es herrscht also eine Uebereinstimmung zwischen den klimatischen Ansprüchen der Pflanze und den klimatischen Verhältnissen ihres Verbreitungsgebietes und diese Uebereinstimmung wird begreiflicherweise im morphologischen Aufbau der Pflanze einen entsprechenden Ausdruck finden. Schon die äussere Gestaltung der Vegetationsorgane, die physiognomische Ausbildung des ganzen Individuums wird Anhaltspunkte darbieten, um dem Zusammenhange zwischen Bau und Klima nachzuforschen und die von AL. v. HUMBOLDT begründete, in neuerer Zeit von GRISEBACH noch sorgfältiger durchgeführte physiognomische Classification der Pflanzen hat ja keinen anderen wissenschaftlichen Zweck, als Pflanzengruppen aufzustellen, deren Ansprüche an das Klima sich mit ziemlicher Genauigkeit präcisiren lassen, und welche derart pflanzengeographische Einheiten vorstellen. Wenn wir z. B. einen der »Spartiumform« angehörigen Strauch betrachten, so müssen wir uns sofort sagen, dass seine unterdrückte Blattbildung auf eine möglichst weitgehende Verringerung der transpirenden Oberfläche hinweist, dass mithin die Anpassung an ein trockenes Klima in der physiognomischen Aus-

bildung des Strauches ganz unverkennbar ausgeprägt ist. Allein nicht immer giebt die äussere Gestaltung der Pflanze so klaren Aufschluss über ihre klimatischen Ansprüche, denn die unterscheidenden Merkmale bei der physiognomischen Eintheilung der Pflanzen, wie Form, Grösse, Farbe, Glanz, Stellung und Consistenz der vegetativen Organe sind durchaus Eigenschaften, deren Beziehungen zu den klimatischen Factoren, zu Licht, Wärme und Feuchtigkeit keineswegs klar und bekannt sind. Es ist dies vor Kurzem in einer Abhandlung von A. TSCHIRCH[1] betont worden, deren leitender Grundgedanke in der Forderung besteht, bei pflanzengeographischen Untersuchungen das Hauptgewicht auf den anatomischen Bau, nicht aber auf die physiognomische Ausbildung der Vegetationsorgane zu legen. Im anatomischen Bau der Blätter sprechen sich die Ansprüche der Pflanze an das Klima viel deutlicher und mannigfaltiger aus, weil eben die meisten Einrichtungen, mittelst welcher sich das Blatt dem Klima anpasst, in seinem inneren Bau sich zeigen. Die Dicke der Epidermiszellwände, der Bau der Spaltöffnungen, die Vertheilung des mechanischen Systems, die Ausbildung der Durchlüftungsräume, dies Alles sind anatomische Eigenschaften, welche die Eignung oder Nichteignung des Blattes für ein bestimmtes Klima bedingen. Die äussere Gestalt des Blattes steht aber mit derselben in fast gar keinem Zusammenhange. »Zwei morphologisch gleiche Blattorgane können in ihren anatomischen Verhältnissen soweit von einander abweichen, dass das eine befähigt ist, im trockensten Klima auszudauern, während das andere dem periodischen Wechsel der Jahreszeiten zum Opfer fällt.«[2])

Es werden also nach dem Gesagten bloss jene physiognomische Pflanzen-Typen auf naturgemässer Basis ruhen, welche sich auf anatomisch-physiologische Grundlagen zurückführen lassen. Damit tritt an den Pflanzengeographen die Forderung heran, mikroskopisch-anatomische Untersuchungen anzustellen, und zwar selbstverständlich mit steter Berücksichtigung der physiologischen Aufgaben der Organe und Gewebe. In seiner oben erwähnten Abhandlung hat TSCHIRCH diese Forderung zu erfüllen getrachtet und indem er hauptsächlich auf die Beziehungen zwischen Bau und Vertheilung der Spaltöffnungen und den klimatischen Verhältnissen achtete, gelang es ihm, zu zeigen, wie selbst schon bei der gegenwärtig noch gebotenen Beschränkung auf einzelne Details die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise dazu berufen ist, die Pflanzengeographie auf festere Grundlagen zu stellen.

Wenn wir schliesslich auch noch die Phytopaläontologie ins Auge fassen, so muss zugestanden werden, dass eine von anatomisch-physiologischen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchung fossiler Pflanzenreste, soweit eine solche überhaupt durchführbar ist, manchen interessanten Aufschluss über die Lebensvorgänge und die Lebensbedingungen der Pflanzen früherer geologischer Perioden geben dürfte.

Stellen wir uns z. B. vor, die Physiologie des Holzes sei bis ins kleinste Detail erforscht; wie überaus lehrreich wäre dann die Betrachtung eines Dünnschliffes aus einem fossilen Holzkörper, welch sichere Schlüsse liessen sich daraus in Bezug auf die Stoffleitung, Wasserbewegung und andere physiologische Vorgänge in den vorweltlichen Pflanzen ableiten. Auch auf die Natur der [illegible]

[1]) Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea. Neue Folge. Bd. IX. Heft 3 und 4.

[2]) A. TSCHIRCH, l. c. pag. 181.

Klimate« würden derartige Untersuchungen ein Licht werfen. Wenn SAPORTA[1]) am Schlusse seiner geistvollen Auseinandersetzungen über die alten Klimate die Forderung ausspricht, dass diese schwierige Frage vor Allem das Zusammenwirken mehrerer verbündeter Wissenschaften verlange, so kann unter denselben die Gewebephysiologie mit in erster Linie genannt werden. Der Grad der Ausbildung des mechanischen Systems in leichten biegungsfesten Organen müsste z. B. einen ziemlich sicheren Rückschluss gestatten auf die Stärke der Luftströmungen in den betreffenden Zeitepochen. Aus manchen Eigenthümlichkeiten im Bau des Assimilationssystems und der Epidermis könnte auf die grössere oder geringere Intensität der Beleuchtung geschlossen werden etc. Vorerst muss aber die gegenwärtige Pflanzenwelt in anatomisch-physiologischer Beziehung gründlich erforscht sein, bevor mit Erfolg an die Lösung derartiger Fragen gegangen werden kann. —

III. Die anatomisch-physiologischen Gewebesysteme.

Die Berechtigung einer Eintheilung und Abgrenzung der vegetabilischen Gewebe nach ihren physiologischen Leistungen wurde zu Anfang des vorigen Abschnittes ausführlich nachgewiesen. Wir wollen nun im Nachstehenden eine übersichtliche Zusammenstellung der wichtigsten anatomisch-physiologischen Gewebesysteme mittheilen, ohne begreiflicherweise diese Eintheilung als eine definitive hinstellen zu wollen.

Zunächst erscheint aber noch eine Definition des Begriffes »Gewebesystem« nothwendig, welcher mit dem Begriffe »Gewebeart« durchaus nicht zusammenfällt. Unter einem »Gewebesystem« ist die Gesammtheit der einer bestimmten physiologischen Aufgabe dienenden Gewebe des Pflanzenkörpers zu verstehen. Je nach der Complicirtheit dieser Aufgabe betheiligt sich eine bald grössere bald geringere Anzahl von Gewebearten an dem Aufbau des ganzen Systems. Das Ernährungssystem z. B., welches so verschiedenartige Leistungen durchzuführen hat, differenzirt sich dementsprechend in eine Reihe verschiedener Gewebearten, welche sich zunächst zu verschiedenen Untersystemen (dem Absorptionssystem, Assimilationssystem, Speichersystem etc.) vereinigen. Die einzelne Gewebeart repräsentirt demnach immer die letzte, unterste Stufe der Arbeitstheilung, das Gewebesystem aber den ersten, wichtigsten Schritt derselben.

Uebersicht der anatomisch-physiologischen Hauptsysteme.

I. Hautsystem:
   1. Epidermis. 2. Kork. 3. Borke.

II. Skeletsystem: (Mechanisches System):
   1. Bast und Libriform; 2. Collenchym; 3. Sklerenchym (?)

III. Ernährungsystem:
   1. Absorptionssystem (Epithel der Wurzel mit den Wurzelhaaren etc.).
   2. Assimilationssystem (»Chlorophyllparenchym«, Pallisadengewebe).
   3. Leitungssystem (Leitparenchym, Leitbündel [Mestom, Hadrom, Leptom], Parenchymscheiden, Milchsaftgefässe?).
   4. Speichersystem (Reservestoffführendes Gewebe der Samen, Zwiebeln, Knollen etc.).
   5. Durchlüftungssystem (Tracheales System [?], luftführende Intercellularräume mit ihren Ausgangsöffnungen [Stomata und Lenticellen]).

[1]) Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen der Menschen, übersetzt von C. VOGT. 1881. pag. 149.

Zwischen diese verschiedenen Systeme vertheilen sich verschiedenartige lokale Apparate, die Endodermis, die verdickten Gefässbündelscheiden, die Drüsen, Oel-, Schleim- und Gummigänge etc. —

Eine gleichmässig anatomisch-physiologische Darstellung aller dieser Gewebe-Systeme und lokalen Einrichtungen ist gegenwärtig nicht möglich. Es werden hierzu noch viele eingehende Vorarbeiten durchgeführt werden müssen, und die Abfassung eines »Handbuches der Gewebephysiologie« bleibt deshalb der Zukunft vorbehalten. Die vorliegende Abhandlung bezweckt vor Allem den gegenwärtigen Stand der Gewebephysiologie zu schildern und muss desshalb verschiedene Gewebesysteme ganz ausser Acht lassen, über deren physiologische Leistungen zwar aphoristische Angaben vorliegen, welche aber eine zusammenhängende Schilderung vorläufig nicht gestatten. Demgemäss sollen bloss drei Gewebesysteme, das Haut-, das Skelet- und das Assimilationssystem ausführlicher behandelt werden. Weil aber das Leitungs- und das Durchlüftungssystem eine zusammenhängende Beschreibung ihrer physiologischen Leistungen wenigstens theilweise zulassen, so sollen auch diese Systeme, freilich nur in Kürze besprochen werden. Auf die Absorptions- und Speichergewebe dagegen kann ebenso wenig eingegangen werden, wie auf alle Einrichtungen und Apparate, welche bloss lokalen Bedürfnissen dienen. Die Abhandlung wird aber ihren Zweck vollständig erfüllen, wenn aus ihr hervorgehen sollte, welch überaus wichtigen Markstein in der botanischen Literatur dereinst eine gleichmässige und erschöpfende Darstellung der physiologischen Leistungen der Gewebe bilden wird.

Von jedem der in dieser Abhandlung besprochenen Gewebesysteme soll auch seine Entwicklungsgeschichte in Kürze dargelegt werden. Es wird daraus hervorgehen, dass keines dieser Systeme eine entwicklungsgeschichtliche Einheit repräsentirt. Ich werde mich bei diesen histogenetischen Auseinandersetzungen auf jene drei verschiedenartige Bildungsgewebe beziehen, welche die Vegetationsspitze der Phanerogamen konstituiren. Dieselben sind;

1. Das Protoderm, aus der peripherischen Meristemzelllage bestehend (das Dermatogen HANSTEINS).

2. Das Cambium, aus englumigem, prosenchymatischen Zellen bestehend, welche sich gewöhnlich zu Längsbündeln vereinigen.

3. Das Grundparenchym, d. i. jenes prosenchymatische Meristemgewebe, welches nach der Differenzirung des Protoderms und des Cambiums noch übrig bleibt.

Ich habe diese Eintheilung der primären Bildungsgewebe zuerst in meiner »Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems« Leipzig 1879, durchgeführt und daselbst auch eingehend begründet. Für das »Protoderm« habe ich in jener Schrift den Ausdruck »junge Epidermis« angewendet, welcher mir aber heute aus verschiedenen, an einem anderen Orte ausführlicher mitzutheilenden Gründen nicht mehr zweckmässig erscheint. Man thut am besten, den Ausdruck »Epidermis« bloss im anatomisch-physiologischen Sinne zur Bezeichnung der ausgebildeten oder ihrer Ausbildung schon sehr nahen Oberhaut zu gebrauchen.

Zweites Kapitel.

Das Hautsystem.

So wie sich bereits die einzellige Alge durch Bildung einer Zellhaut gegen die Aussenwelt abgrenzt und gegen ihre nachtheiligen Einflüsse schützt, ebenso und in noch höherem Maasse bedürfen die vielzelligen, hochentwickelten Pflanzen

eines Hautsystems zum Schutze ihrer physiologisch wichtigen Gewebe und Organe. Während aber bei den niedrigsten Pflanzenformen die Zellmembran nicht bloss als Zellhaut, sondern zugleich als Festigungsapparat dient, sehen wir bei den höheren Pflanzen diese beiden Functionen nach dem Princip der Arbeitstheilung zwei ganz verschiedenen Gewebesystemen übertragen.

Bevor wir an die anatomisch-physiologische Charakteristik des Hautsystems gehen, dürfte es angezeigt sein, vorerst jene nachtheiligen Einflüsse der Aussenwelt zu schildern, gegen welche sich die Pflanze durch Bildung eines Hautsystems zu schützen trachtet. Die Forderungen, welche wir an ein Gewebe zu stellen haben, damit sich dasselbe als Hautgewebe qualifizire, ergeben sich dann von selbst.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst den Landpflanzen zu und zwar den oberirdischen, von atmosphärischer Luft umspülten Theilen derselben. Hier stellt sich vor Allem eine Gefahr in Folge der Wasserverdunstung ein, welcher die Pflanzengewebe ausgesetzt sind, so gut wie jeder andere feuchte Körper. Diese Gefahr der Austrocknung ist für die zartwandigen, schutzlosen Gewebe so gross, dass ihr gegenüber die mechanischen Verletzungen durch heftige Regengüsse und aufgewirbelte Staub- und Sandtheilchen, die vollständigste Wehrlosigkeit gegenüber den Angriffen der Schmarotzerpilze und der Insekten ganz in den Hintergrund treten. Zuweilen wird es ferner nothwendig, bestimmte Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung zu schützen oder den nachtheiligen Einfluss der nächtlichen Wärmestrahlung zu verringern. Endlich müssen die Gewebe der überwinternden Organe wie mehrjähriger Zweige und Aeste vor allzu raschem Temperaturwechsel, namentlich vor schnellem Aufthauen bewahrt sein.

Die Ansprüche, welche submerse Wasserpflanzen an das Hautsystem stellen, sind vor Allem desshalb geringer, als bei den Landpflanzen, weil hier unter normalen Verhältnissen die Gefahr der Austrocknung entfällt. Dafür wird aber ein Hautgewebe aus anderen Gründen nothwendig. Die Wasserpflanzen beanspruchen, wie wir später sehen werden, ein wohl ausgebildetes Durchlüftungssystem, welches sich nicht bloss auf das Vorhandensein eines reichen Netzes von Intercellularräumen beschränkt, sondern auch häufig grosse und weite Luftkanäle aufweist. Diese grossen Durchlüftungsräume würden bald mit Wasser erfüllt sein, wenn nicht das durch Massenbewegung erfolgende Eindringen des Wassers in das Innere der Organe verhindert würde. Allein nicht bloss Wasser würde die Binnenräume der Pflanze füllen. Mit demselben kämen auch thierische und pflanzliche Organismen aller Art und würden sich im Innern der Pflanze als unwillkommene Gäste niederlassen. — Bei Pflanzen, welche im fliessenden Wasser leben, kommt noch ein weiteres Moment hinzu: Die abscheerende Kraft der Strömung, welche bei einem lockeren Bau der Gewebe leicht Zelle um Zelle aus ihrem Verbande losreissen könnte.

Was die unterirdischen Organe der Landpflanzen betrifft, so nehmen dieselben eine intermediäre Stellung ein und nähern sich hinsichtlich ihrer Ansprüche an das Hautgewebe je nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens bald der einen, bald der andern von den besprochenen Pflanzengruppen.

Wir werden nun in der nachfolgenden Besprechung der verschiedenen Gewebearten des Hautsystems sehen, inwieweit dieselben geeignet sind, den verschiedenen Organen und Geweben der Pflanze gegen die soeben geschilderten schädlichen Einflüsse den nöthigen Schutz zu gewähren.

I. Die Epidermis.

A. Begriffsbestimmung der Epidermis.

Die erste Stufe in der Entwicklung der Hautgewebe repräsentirt die Epidermis. Dieselbe besteht in der Mehrzahl der Fälle aus einer einzigen Zelllage, welche die von ihr bedeckten Organe und Gewebe gegen die Aussenwelt abgrenzt und ihnen den im vorigen Abschnitte besprochenen Schutz bietet. Dies ist die charakteristische Hauptfunction der Epidermis und demnach werden nun jene oberflächlich gelegenen Zellschichten als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne zu betrachten sein, deren anatomischer Bau mit jener Function in vollstem Einklang steht. Nicht jede oberflächlich gelegene Zellschicht hat nämlich die Aufgabe als schützende »Oberhaut« zu fungiren. Jene äusserste Zelllage der Wurzeln, welche die Wurzelhaare bildet, gehört im anatomisch-physiologischen Sinne nicht zur Epidermis, weil ihre Aufgabe in der Absorption des Wassers und der verschiedenen Nährsalze besteht und so der Hauptfunction eines Hautgewebes vollkommen widerstreitet; die Epidermis hat ja das Organ nach aussen in jeder Hinsicht abzuschliessen und keineswegs die Beziehungen der Pflanze zur Aussenwelt zu vermitteln. Ebenso wenig wird man die ein süsses Secret aussondernden oberflächlich gelegenen Zellen der Nektarien an Blumenblättern etc zur Epidermis rechnen dürfen. Denn bekanntlich gehört die Nektarausscheidung in das Kapitel über die Wechselbeziehungen zwischen Thier- und Pflanzenwelt. Eine consequente Auffassung der Epidermis als Hautgewebe wird auch die sogen. Schliesszellen der Spaltöffnungen einem anderen System und zwar dem der Durchlüftungseinrichtungen zutheilen, denn diese paarweise zwischen die Epidermiszellen eingeschalteten und derselben entwicklungsgeschichtlich gleichwerthigen Zellen haben die Aufgabe, durch Erweiterung oder Verengerung der Spaltöffnung die Communication der inneren Lufträume mit der Atmosphäre zu reguliren; ihre physiologische Leistung ist also den Aufgaben eines Hautgewebes nicht nur fremd, sondern gerade entgegengesetzt.

Man muss in der begrifflichen Abgrenzung der Epidermis noch weiter gehen. Nicht jede oberflächliche Zellschicht, welche das Organ nach aussen abschliesst und schützt, ist deshalb schon ohne weiteres der Epidermis beizuzählen. Denn es könnte ja diese Function als Hautgewebe bloss eine Nebenfunction der betreffenden Zellschicht sein, während von der Epidermis verlangt wird, dass sie als solche durch ihre Hauptfunction charakterisirt werde. So kommt es z. B. nicht selten vor, dass oberflächlich gelegene Zellen zu specifisch-mechanischen Elementen werden, indem sie sich einem darunter liegenden Baststrange vollkommen anschliessen. Es wäre höchst gezwungen, wenn man eine Zelle, die ihrem ganzen Baue nach eine Bastzelle ist, als zur Epidermis gehörig betrachten wollte und zwar allein wegen ihrer oberflächlichen Lage und gewisser damit zusammenhängender Eigenthümlichkeiten ihrer Aussenwand, wodurch aber ihre wesentlichen anatomischen Merkmale nicht berührt werden. In einem späteren Kapitel wird auseinandergesetzt werden, dass die äusserste Zellschicht auch dem Assimilationssystem in seiner specifischen Ausbildung als Pallisadengewebe angehören könne, und dass die Function dieser Zellschicht als Hautgewebe zu einer blossen Nebenfunction herabsinkt.

Als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne werden wir daher nur jene oberflächlich gelegene Zellschicht ansehen dürfen, deren anatomische Merkmale erkennen lassen, dass sie ihrer Hauptfunction nach als Hautgewebe fungirt. Die

ist zwar eine engere, aber jedenfalls viel präcisere Fassung des Begriffes »Epidermis«, als die vom morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen oder topographischen Standpunkte aus gewonnene Umgrenzung desselben. Eine Zelllage bloss deshalb als Epidermis zu bezeichnen, weil sie oberflächlich gelegen ist, oder weil sie von der »Cuticula« bedeckt wird, hat keine streng wissenschaftliche Berechtigung; eine solche Definition ist vielmehr als bloss conventionell anzusehen.

B. Bau und Function der Epidermis.

Die Epidermiszellen besitzen meistens eine tafel- oder plattenförmige Gestalt und stehen untereinander im lückenlosen Zusammenhange. An langsam wachsenden und gleichmässig ausgebreiteten Organen sind die beiden Flächendurchmesser annähernd gleich gross, wie z. B. an den meisten dicotylen Laubblattspreiten. Gestreckte Organe dagegen, wie z. B. die linealen Blätter der Monocotylen, die meisten Stengel und Blattstiele besitzen gewöhnlich in gleichem Sinne gestreckte Epidermiszellen.

1. Die Zellwandungen. Der physiologisch wichtigste Theil der Epidermiszelle besteht in ihrer Aussenwand; dieselbe unterscheidet sich gewöhnlich durch stärkere Verdickung von den übrigen Wandungen, wozu dann noch Unterschiede im chemisch-physikalischen Verhalten kommen, hervorgerufen durch die Einlagerung des Cutins, einer in Mineralsäuren und Kupferoxydammoniak unlöslichen, der Fäulniss in hohem Grade widerstehenden Substanz; die verdickte Aussenwand differenzirt sich dabei von innen nach aussen gewöhnlich in dreierlei Schichten: 1. die Celluloseschichten, welche an das Zellinnere grenzen und aus Cellulose bestehen; 2. die Cuticularschichten, welche mehr oder weniger cutinhaltig sind und 3. die Cuticula, welche bloss aus Cutinsubstanz bestehend als dünnes, ununterbrochenes Häutchen die ganze Aussenfläche der Epidermis überzieht. Eine Cuticula ist stets vorhanden. An zarten Oberhäuten fehlen dagegen häufig die Cuticularschichten, so dass die Cuticula unmittelbar der Cellulosemembran aufliegt; bei derberem Bau der Epidermis können hinwieder die Celluloseschichten fehlen, indem die ganze Membran der Cuticularisirung anheimfällt. — Auf weitere Details in Bezug auf die Structur der Aussenwand muss in dieser Abhandlung verzichtet werden. —

Es fällt nicht schwer, durch vergleichende Untersuchungen nachzuweisen, dass die Verdickung und Cuticularisirung der Aussenwandungen der Epidermis gleichen Schritt hält mit der Schutzbedürftigkeit der darunter liegenden Gewebe gegen Austrocknung. Die Epidermis der submersen Wasserpflanzen besitzt daher ganz zarte Aussenwände, welche kaum dicker sind als die seitlichen und die inneren Wandungen der Zellen. Werden solche Pflanzen ans trockene Land gebracht, so welken und vertrocknen sie in kürzester Zeit. Ihre Oberhaut ist eben nicht darauf eingerichtet, als Schutzmittel gegen zu grosse Transpiration zu dienen. Auch nicht submerse Wasserpflanzen besitzen häufig eine zarte Epidermis; so sind z. B. bei den Wasserlinsen die Aussenwandungen der an die Atmosphäre grenzenden oberen Epidermis ebenso zart und unverdickt wie jene der unteren Epidermis, welche zeitlebens vom Wasser benetzt wird. Gehen wir dann auf das andere Extrem über, zu jenen Pflanzen, welche in regenarmen Klimaten wachsen, so finden wir, dass durch mächtige Verdickung und starke Cuticularisirung der äusseren Zellwände die Epidermis in den Stand gesetzt wird, die Transpiration der Pflanze auf ein möglichst geringes Ausmaass einzuschränken. Die australischen Xantorrhoeen, Proteaceen, Epacrideen, die afrikanischen Succu-

lenten zeichnen sich alle durch einen derartigen Bau ihrer Epidermis aus.[1]) Bei *Welwitschia mirabilis* und verschiedenen *Mesembryanthemum*-Arten begnügt sich die Natur nicht bloss mit einer starken Cuticulasirung der Aussenwände, sie lagert denselben ausserdem noch zahlreiche Kalkoxalat-Partikelchen ein, sodass die Epidermis einen förmlichen Panzer bildet.

Die verschieden starke Cuticulasirung und Verdickung der Aussenwände lässt sich aber auch an den verschiedenen Organen von ein und derselben Pflanze beobachten, denn es ist einleuchtend, dass die Schutzbedürftigkeit der einzelnen Organe gegenüber der Austrocknung eine sehr ungleich grosse ist. Die verhältnissmässig kurzlebigen Blüthenorgane, deren Entfaltung gewöhnlich in eine Jahreszeit verlegt wird, in welcher die Pflanze die Gefahr einer Austrocknung nicht zu fürchten hat, werden in dieser Hinsicht eines geringeren Schutzes bedürfen, als die Laubblätter, welche während der ganzen Vegetationszeit zu assimiliren haben und deshalb dem Wechsel der Witterung in weit höherem Maasse ausgesetzt sind. Die Epidermis der Blumenblätter, der Staubblätter, der Griffel etc. ist deshalb fast immer zart und dünnwandig. Bezüglich des einzelnen Laubblattes wird es ferner nicht überraschen, dass die Epidermis der Oberseite sehr häufig mit stärkeren Aussenwandungen versehen ist, als die der Unterseite. So beträgt z. B. die Dicke der peripherischen Zellwandungen auf der Blattoberseite von *Daphne chrysantha* 8,6 Mikromillim., auf der Blattunterseite bloss 4,2 Mikromillim. für das Laubblatt von *Vinca minor* betragen diese Werthe 5,4 und 3,1 Mikromillim. Aehnliche Unterschiede machen sich wahrscheinlich auch in der Ausbildung der beiderseitigen Cuticula geltend. Die Oberseite des Blattes hat sich eben wegen der stärkeren Beleuchtung und Erwärmung, welcher sie ausgesetzt ist, gegen zu grosse Transpiration ausgiebiger zu schützen.

Versuche über den hemmenden Einfluss der Epidermis, beziehungsweise derer Aussenwandungen auf die Wasserabgabe seitens der Pflanzenorgane sind schon zu wiederholten Malen angestellt worden. Freilich verwendete man hierzu meistens Objecte (Aepfel, Pflaumen, Stammstücke von Cactus) welche den Werth der Epidermis als Schutzmittel gegen Austrocknung für die vegetativen Organe der Pflanze, vor allem die Laubblätter, mehr abschätzen als deutlich erkennen lassen. Wegen der Schwierigkeit eines gleichmässigen, raschen Abziehens der Epidermis von den beiden Blattseiten geht es eben kaum an, direkt mit Laubblättern Versuche anzustellen. Uebrigens bleibt es sich ja für die Bedeutung der Epidermis als Schutzmittel ziemlich gleich, ob die Transpiration durch sie um das 10- oder 20fache herabgesetzt wird. Aus diesem Grunde verzichte ich darauf, dem Leser eine grössere Anzahl hierhergehöriger Zahlenangaben tabellarisch vorzuführen. Beispielsweise will ich bloss erwähnen, dass nach Versuchen von J. BOUSSINGAULT[2]) eine unverletzte Pflaume in einer Stunde pro Quadratdecim. Oberfläche 0,087 Grm. Wasser abgab, nach Entfernung der Epidermis dagegen 0,5 Grm., also 5,7 mal so viel. Ein intacter Apfel verdunstete pro 1 Stunde und 1 Quadratcentim. Oberfläche 0,005 Grm. Wasser, ein geschälter dagegen 0,277 Grm., d. i. 55 mal so viel. Wenn auch alle derartigen Angaben aus naheliegenden Gründen mit Vorsicht aufzunehmen sind, so geht doch jedenfalls daraus

---

[1]) Vergl. A. TSCHIRCH, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea. Neue Folge. Bd. IX. Heft 3 u. 4 (1881) pag. 14[illegible]

[2]) Etude sur les fonctions physiques des feuilles: Transpiration etc. Annales de Chimie et physique. V. Serie XIII. B. pag. 289 ff.

hervor, dass die Epidermis ein sehr vollkommenes Schutzmittel gegen allzu grosse Transpiration vorstellt.

Eine häufige Unterstützung erfährt die Epidermis in ihrer Function durch die sogen. Wachsüberzüge, welche an Trauben, Pflaumen und vielen Blättern den bekannten reifartigen Anflug bilden und aus wachsartigen Verbindungen bestehen; sie verringern gleichfalls die Transpirationsgrösse der betreffenden Organe. Dasselbe gilt selbstverständlich auch für die den Epidermiszellwänden eingelagerten, wachsähnlichen Substanzen. Bezüglich des Einflusses der Wachsüberzüge auf die Transpiration wurden zuerst von FRIEDR. HABERLANDT[1]) Versuche angestellt und zwar mit Rapsblättern, welche einen wohlausgebildeten Körnchenüberzug besitzen. Blätter, von welchen der Wachsüberzug sorgfältig abgewischt wurde, verdunsteten pro Tag und Quadratdecim. 4,03 Grm. Wasser; Vergleichsblätter mit unversehrtem Ueberzug 3,6 Grm. Bei einem zweiten Versuche ergab sich für erstere 4,63 Grm. Wasserverlust, für letztere bloss 3,03 Grm. Die vom Wachs befreiten Blätter verloren also durchschnittlich um beinahe ein Drittel mehr Wasser als die mit Wachs bedeckten; Von TSCHIRCH[2]) wurden ähnliche Versuche mit den Blättern von *Eucalyptus globulus* angestellt. Er liess zwei Blätter desselben Blattpaares, das eine mit, das andere ohne Wachsüberzug unter gleichen äusseren Bedingungen welken. Für das oberste, am stärksten bereifte Blattpaar erhielt der Verfasser folgende Gewichtsabnahmen, resp. Transpirationsverluste:

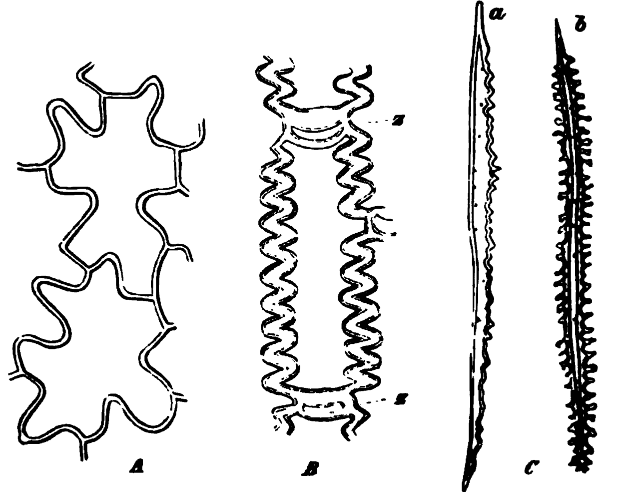
	Blatt bereift	Blatt unbereift
Nach 3 Stunden	11,82 %	16,94 %
Nach weiteren 21 Stunden weitere .	30,35 „	42,74 „
Das dritte, am schwächsten bereifte Blattpaar verlor		
Nach 3 Stunden	10,46 %	10,93 %
Nach weiteren 20 Stunden weitere .	16,66 „	18,80 „
Nach weiteren 50 „ „ . .	36,68 „	39,94 „

Es ergiebt sich aus diesen Zahlen, dass der Wachsüberzug namentlich bei weiter vorgeschrittener Verdunstung einen wesentlichen Schutz darbietet. Bei Pflanzen, deren Wachsüberzug als krustenförmige Glasur auftritt, wird derselbe ein noch viel wirksameres Schutzmittel gegen Austrocknung sein. Diese Wachskrusten können ausserdem eine grosse Mächtigkeit erreichen. An den jungen Blättern von *Corypha (Copernicia) cerifera* besitzen sie eine Dicke von 15—19 Mikromillim., an den Stengeln und Blättern von *Panicum turgidum* FORSK. eine Mächtigkeit bis zu 30 Mikromillim.[3]) Bei einer solch massigen Ausbildung erscheint es allerdings fraglich, ob die Verringerung der Transpiration den alleinigen Zweck der Wachsüberzüge bildet.

Nachdem wir nunmehr die Aussenwand der Epidermiszelle und ihre Hauptfunction kennen gelernt, wollen wir auch noch den übrigen Wandungen einige Aufmerksamkeit schenken. Es interessiren uns zunächst die Seitenwände, weil denselben die Aufgabe zukommt den für die Epidermis nothwendigen festen Zusammenhang der einzelnen Zellen herzustellen. Die Epidermis wird nämlich überaus häufig auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. In Folge der Gewebespannung unterliegt sie der Wirkung nicht unansehnlicher Zugkräfte, welche bei Stengelorganen sowol in longitudinaler als auch namentlich in transversaler

[1]) Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues. II. B. pag. 156.
[2]) l. c. pag. 149.
[3]) Vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877. pag. 88.

Richtung wirksam werden; durch die Biegungen der Blätter im Winde erfolgt gleichfalls eine allseitige Inanspruchnahme der Zugfestigkeit der Epidermis. Der wechselseitige Verband ihrer Zellen muss also ein möglichst fester sein und zu diesem Behufe sind die Seitenwandungen häufig gefaltet oder gewellt, wodurch die seitlichen Berührungsflächen der Zellen entsprechend vergrössert werden. Die einzelnen Zellen erhalten dabei einen lappigen oder zackigen Umriss, und fügen sich so aneinander, dass eine vollständige Verzahnung der Ränder eintritt, ganz ähnlich wie an den Zahnnähten der Schädelknochen. An longitudinal gestreckten Organen wie Stengeln, Grasblättern, sind es die Längsseitenwandungen der gleichfalls gestreckten Epidermiszellen, welche manchmal auffallend gewellt sind. Namentlich zeichnen sich die Gräser, eine in anatomischer Hinsicht überhaupt sehr hochdifferenzirte Pflanzengruppe, durch eine solche Verzahnung ihrer Epidermiszellen aus. An den Blättern der Dicotylen beschränkt sich die Faltung und Wellung der Seitenwandungen fast ausnahmslos auf die Epidermis der Unterseite. Wie wir in einem späteren Kapitel hören werden, treten die Spaltöffnungen der Epidermis meistens auf der Blattunterseite auf, und dass solche Lücken im Zusammenhang der Zellen die Festigkeit der Epidermis beeinträchtigen müssen, liegt auf der Hand. Sollte vielleicht die durch die Spaltöffnungen bedingte Verringerung der Festigkeit durch die gegenseitige Verzahnung der Epidermiszellen wieder behoben werden? Vergleichende Beobachtungen müssten hierüber bald entscheidenden Aufschluss gewähren.



(B. 200.) Fig. 1.

A und B **Epidermiszellen mit gewellten Seitenwandungen**, A von der Blattunterseite von *Cyclamen europaeum*. Vergr. 420. B von der Blattunterseite von *Festuca ovina*, bei z halbmondförmige Zwergzellen. Vergr. 400. C subepidermale mechanische Zellen mit zahnartigen Seitenfortsätzen aus der Spelze von *Oryza sativa* nach HÖHNEL. a einfach, b doppelt gesägte Zellen. V. 136.

Den unteren Wandungen der Epidermiszellen kommt die Aufgabe zu, eine hinreichend feste Verbindung der Epidermis mit den darunterliegenden Geweben herzustellen. Besondere Einrichtungen sind hierzu meist nicht nothwendig. Schon bei ganz gewöhnlichem Bau der Epidermiszellen haften dieselben häufig so fest an dem darunterliegenden Gewebe, dass bei dem Versuche sie abzuziehen, regelmässig ein bis mehrere subepidermale Zelllagen mit losgetrennt werden. Eine ganz eigenthümliche und besonders feste Verbindungsweise der Epidermis mit dem hypodermalen Gewebe hat v. HÖHNEL[1]) an den Spelzen verschiedener Gramineen nach-

[1]) Ueber eine eigenthümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis; Wissenschaftlich-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausg. von FR. HABERLANDT. I. B. 1875. pag. 149; ferner: Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehung zum Hypoderma, ebendaselbst, pag. 162.

gewiesen. Er fand nämlich, dass beim Reis *(Oryza sativa)*, bei der Moorhirse *(Sorghum vulgare)*, beim Mohar *(Setaria germanica)*, beim Dinkel *(Triticum Spelta)*, bei der Gerste *(Hordeum vulgare)* und anderen Gräsern die unter der äusseren Epidermis der genannten Organe befindlichen Bastzellen seitliche Fortsätze besitzen, welche wie Sägezähne aussehen. Diese Fortsätze sind in entsprechende Löcher der inneren Epidermiszellwandungen eingefügt, so dass eine vollständige Verzapfung der subepidermalen Bastzellen mit den Epidermiszellen eintritt. Die Mehrzahl der Bastzellen besitzt bloss eine einzige Reihe von sägezahnartigen Fortsätzen; jene Bastzellen aber, welche gerade unter den Seitenwandungen der Epidermiszellen liegen und einen dreieckigen Querschnitt besitzen, tragen an ihren beiden oberen Längskanten zwei Reihen solcher Sägezähne, welche überdies noch zahlreicher, länger und meist auch mehrfach gelappt sind. —

So wie an den Seitenflächen sind gewöhnlich auch die Innenwände der Epidermiszellen zarter, dünner als die Aussenwandungen. Nur selten kommt das umgekehrte Verhältniss vor und es ist anzunehmen, dass eine solch auffällige Abweichung vom typischen Bau ihre triftigen Gründe hat. Bei verschiedenen Cyperaceen lässt sich z. B. beobachten, dass die über den subepidermalen Bastbündeln der Stengel und Blätter befindlichen Epidermiszellen verhältnissmässig sehr dünne Aussenwandungen besitzen, während die dem Bastbündel auflagernden Innenwände beträchlich verdickt sind. Die Epidermis als Hautgewebe ist über den Bastrippen überflüssig und deshalb unterbleibt die Verdickung der Aussenwände. Dafür werden die Innenwandungen verdickt, welche derart eine Verstärkung des Bastbündels bilden und so die Epidermiszellen dem mechanischen Principe dienstbar machen[1]).

Schwieriger ist die innenseitige Verdickung sämmtlicher Epidermiszellen des Laubes der Bromeliaceen zu erklären. Wahrscheinlich steht hier diese eigenthümliche Structur der Epidermiszellen mit dem frühzeitigen Auftreten von zahlreichen schuppenförmigen Trichomen in causalem Zusammenhange. Nach Beobachtungen, welche ich an der Gattung *Hechtia* angestellt, habe ich mir über diesen vermuthlichen Causalzusammenhang folgende Vorstellung gebildet. Die zahlreichen Schuppen bilden an jugendlichen Blättern eine ganz continuirliche, dicht aufliegende Bedeckung der Blattflächen und vertreten in diesem Stadium gewissermassen die Epidermis. Die Verdickung der Aussenwandungen der eigentlichen Epidermiszellen ist in diesem Stadium überflüssig und unterbleibt also. Wenn nun das Blatt die Knospenlage verlässt, so vertrocknet jene Pseudo-Epidermis, die einzelnen Schuppen lösen sich von der Blattfläche theilweise ab und nun muss sich die in der Entwicklung zurückgebliebene Epidermis rasch zum Hautgewebe ausbilden. Das Blatt hat aber wie erwähnt, die Knospenlage schon verlassen und die zarten Aussenwände der Epidermiszellen scheinen in diesem späten Stadium die Fähigkeit des Dickenwachsthums bereits eingebüsst zu haben. Statt ihrer werden die Innenwandungen verdickt. — Ob nun der eben mitgetheilte Erklärungsversuch richtig ist, müssen eingehendere Untersuchungen über diesen Gegenstand lehren.

2. Das Plasma und der Zellinhalt. Die Epidermiszellen besitzen meistens einen lebenden Plasmakörper mit einem Zellkern; der erstere bildet gewöhnlich bloss einen dünnen Plasmaschlauch, welcher farblosen, klaren Zellsaft ein-

[1]) Vergl. auch WESTERMAIER, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems. Monatsberichte d. k. Akademie der Wissenschaften in Berlin. 1881. pag. 72, 73.

schliesst. Das Vorhandensein lebenden Plasmas ist durchaus nicht belanglos, denn die Epidermis muss oft noch längere Zeit hindurch, nachdem sie bereits zu functioniren begonnen, in die Fläche wachsen, sei es an langsam wachsenden Blättern oder an Dickenwachsthum zeigenden Stengeln.

Von geformten Inhaltsbestandtheilen kommen in den Epidermiszellen sehr häufig Chlorophyllkörner vor; sie treten aber um so spärlicher auf, je typischer die Epidermis ausgebildet ist und je intensiver sie beleuchtet wird. Zahlreiche Beobachtungen hierüber sind in letzterer Zeit von A. STÖHR[1]) angestellt worden. Derselbe fand, dass die Epidermis an grünen Organen der breitblättrigen Gymnospermen und weitaus der meisten Land-Dicotyledonen Chlorophyll führe. während dasselbe der Epidermis der nadelblättrigen Gymnospermen und der Land-Monocotylen fehlt. Für die submersen Phanerogamen ist andererseits das meist sehr reichliche Vorkommen von Chlorophyllkörnern in der Epidermis schon seit langem bekannt. Dem oben Gesagten entsprechend findet sich das Chlorophyll fast immer nur in der Epidermis der Blattunterseite vor, während es an der oberen Blattseite fast ausnahmslos fehlt. Doch gilt dies nur für Pflanzen, welche an lichten, sonnigen Standorten wachsen. In Schattenpflanzen, namentlich verschiedenen Farnkräutern, enthält auch die Epidermis der Blattoberseite eine oft beträchtliche Anzahl von normalen, functionsfähigen Chlorophyllkörnern.

Im Allgemeinen kann das Auftreten von Chlorophyll in der Epidermis auf das Bedürfniss der Pflanzen zurückgeführt werden, ihren gesammten Chlorophyllapparat möglichst stark auszubilden. So wird die Assimilationsthätigkeit manchem zu einer anderen Hauptfunction bestimmten Gewebe als Nebenfunction übertragen, soweit durch eine solche Nebenaufgabe die Hauptfunction nicht beeinträchtigt wird. Dies gilt auch für die Epidermis und nachdem die Zellinhalte derselben für die bisher geschilderte Function der Epidermis als schützendes Hautgewebe belanglos sind, so muss man sich eigentlich fragen, warum die Pflanze die ihr gebotene Gelegenheit zur Verstärkung ihres Chlorophyllapparates nicht noch besser ausnützt und sämmtliche Epidermiszellen reichlich mit Chlorophyllkörnern versieht? Von STÖHR wird diese Frage mit dem Hinweis auf die Zerstörung des Chlorophylls im Licht zu beantworten gesucht. Die Durchleuchtung der Epidermis an der Blattoberseite soll eine zu intensive sein, als dass in diesem Gewebe Chlorophyllkörner dauernd bestehen könnten. Auf der Blattunterseite und an schattigen Standorten dagegen ist das Chlorophyll der Epidermis wegen der geringeren Lichtintensitäten von dauerndem Bestande. Dieser Erklärungsversuch kann aber nicht als genügend bezeichnet werden. Zunächst wäre einzuwenden, dass auf der Blattoberseite die Unterschiede zwischen den Lichtintensitäten, welche in der Epidermis und in der darunter befindlichen Zellschichte herrschen, unmöglich so gross sein können, dass in ersterer das Chlorophyll vollständig zerstört wird, in letzterer dagegen vollkommen intact bleibt und reichlich auftritt. Dass es keineswegs die zu grosse Lichtintensität ist, welche das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis verhindert, geht überdies in unwiderleglicher Weise aus der Thatsache hervor, dass die Schliesszellen der Spaltöffnungen gewöhnlich reichlich Chlorophyll führen, auch wenn sie auf der Blattoberseite auftreten. Niemand wird behaupten wollen, dass die Schliesszellen weit weniger intensiv durchleuchtet werden, als die angrenzenden Epidermiszellen. Wenn bloss eine zu grosse Licht-

[1]) Ueber das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter Sitzungsberichte d. k. Akademie der Wissenschaften in Wien. 79. Bd. I. Abth. Jahrg. 1879.

intensität die Chlorophyllarmuth der Epidermis verursacht, so ist ferner nicht einzusehen, warum auf der Blattunterseite und bei Schattenpflanzen auch auf der Blattoberseite, das Chlorophyll trotzdem so spärlich auftritt. Denn hier kann von einer Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht, wie ja auch STÖHR zugiebt, nicht die Rede sein. —

Es geht also hieraus hervor, dass zwischen dem grösseren und geringeren Chlorophyllmangel in der Epidermis und der verschieden grossen Intensität ihrer Durchleuchtung keine so einfache Beziehung herrscht, wie sie von STÖHR angenommen wurde. Viel wahrscheinlicher ist es, dass der Grund für die in Rede stehende Erscheinung in einer jetzt noch unbekannten Function der Epidermis liegt, welche einen durchsichtigen, hellen Zellinhalt erfordert und demnach mit einem zu reichlichen Vorhandensein von Chlorophyllkörnern nicht verträglich ist. Aus den oben mitgetheilten Thatsachen wäre dann zu folgern, dass sich die Nothwendigkeit oder Nützlichkeit dieser fraglichen Function mit zunehmender Intensität der Beleuchtung steigert. Wenn man sich dies Alles vor Augen hält, so gelangt man unwillkürlich auf die Vermuthung, es handle sich hier um eine derartige Brechung der einfallenden Lichtstrahlen durch die nach aussen meist convexen Epidermiszellen, dass die Seitenwandungen der darunter befindlichen Zellen intensiver beleuchtet werden, als dies der Fall wäre, wenn die Lichtbrechung unterblieb. Wir müssen uns dabei vergegenwärtigen, dass sich die Laubblätter wie WIESNER gezeigt hat, meist senkrecht zur Richtung des stärksten einfallenden zerstreuten Lichtes stellen und dass im specifischen Assimilationsgewebe, in den Pallisadenzellen, die Chlorophyllkörner ausschliesslich an den zur Blattfläche senkrecht orientirten Seitenwandungen auftreten. Ein optischer Apparat, welcher eine intensivere Beleuchtung dieser Seitenwandungen bewerkstelligt, und sei es auch nur eines Theiles derselben, begünstigt deshalb die Assimilation und ist der Pflanze von grossem Nutzen. Nach dieser Auffassung wäre jede Epidermiszelle einer Sammellinse vergleichbar und die Art ihrer Wirksamkeit lässt sich durch eine einfache Construction leicht veranschaulichen. — Ist diese Deutung jener fraglichen Function der Epidermis richtig, dann wird es auch verständlich, weshalb sich gerade die Epidermiszellen der Blattoberseite durch besondere Durchsichtigkeit, beziehungsweise durch vollständigen Chlorophyllmangel auszeichnen; denn das Pallisadengewebe tritt eben vorzugsweise auf der besser beleuchteten Blattoberseite auf. Jedenfalls wäre die Richtigkeit der hier aufgestellten Hypothese auf vergleichend anatomischem Wege eingehend zu prüfen. —

Es scheint mir hier der geeignete Platz zu sein, von der sogen. mehrschichtigen Epidermis zu sprechen. Dieselbe kommt namentlich in den Familien der Piperaceen und Begoniaceen, ferner bei den *Ficus*-Arten vor und zwar hauptsächlich auf der Blattoberseite. Die Epidermis der Unterseite des Blattes ist entweder einschichtig, wie bei sämmtlichen *Peperomia*-Arten, oder doch viel weniger mächtig, wie z. B. bei *Ficus elastica*. Das Zustandekommen der mehrschichtigen Epidermis erfolgt gewöhnlich in der Weise, dass sich dieselbe im jugendlichen Zustande, wo sie noch aus einer einzigen Zellenlage besteht, durch wiederholte tangentiale Theilungen in mehrere Zellschichten zerlegt. Die äusserte dieser Zelllagen nimmt nun den typischen Charakter der Epidermis an, die darunter liegenden Schichten dagegen haben mit der obersten bloss die Farblosigkeit ihres durchsichtigen Zellinhaltes gemeinsam. Die Zellwände dagegen bleiben unverdickt und werden nicht cuticularisirt. Daraus folgt also, dass durch die Mehrschichtigkeit der Epidermis ihre Function als schützendes Hautgewebe nicht gefördert

wird; nur in sofern kann hier von einer Verstärkung der Epidermis die Rede sein, als durch das Vorhandensein mehrerer farblosen Zellschichten jene fragliche Function der einschichtigen Epidermis unterstützt wird, welche sich durch die Farblosigkeit und Durchsichtigkeit der Zellinhalte verräth. Es handelt sich hier demnach höchst wahrscheinlich um eine Modificirung der Beleuchtungsverhältnisse im Interesse der Assimilationsthätigkeit. Auch TSCHIRCH ist einer ähnlichen Ansicht, indem er sich l. c. pag. 148 folgendermassen hierüber äussert: »die Entwicklung einer mehrschichtigen Epidermis scheint weniger eine Anpassung an Trockenheit zu sein, als vielmehr in Beziehung zu Lichtwirkungen zu stehen, denn wir finden sie sowohl bei tropischen Pflanzen, die reichliche Wasserzufuhr erhalten (Palmen, Pandanen, *Ficus*, *Pittosporum*, Peperomien etc.) als auch bei einer Reihe von Gewächsen, die auch in trockenen Klimaten auszudauern befähigt sind (*Banksia*, *Dryandra*, *Elegia*, *Nerium*, *Franklandia*).

Wenn bisweilen im Zellsaft der Epidermiszellen vegetativer Organe ein Farbstoff, gewöhnlich rothes Anthokyan gelöst ist, so ist eine solche Färbung der Epidermis wol gleichfalls auf die Beziehungen der betreffenden Organe zum Lichte zurückzuführen. In einer Anzahl von Fällen dürfte es sich hier um einen Schutz der subepidermalen Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung handeln, wobei also die Färbung der Epidermis im Dienste ihrer Function als schützendes Hautgewebe stünde. Denn Zerstörung des Chlorophylls (nach WIESNER) und allzu sehr gesteigerte Athmung (nach PRINGSHEIM) sind die Folgen einer zu starken Intensität der Beleuchtung, welche durch die gefärbte Epidermis wie durch einen rothen Schirm gedämpft wird. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht eine ganze Reihe von Thatsachen. Schon H. v. MOHL[1]) hat auf die häufige Röthung junger Triebe und Keimpflanzen aufmerksam gemacht, in welchen das erst im Entstehen begriffene Chlorophyll der Zerstörung durch das Licht besonders ausgesetzt ist, und in welchen der Athmungsprocess ohnehin schon sehr gesteigert wird Die Rothfärbung durch Anthokyan tritt ferner sehr häufig als Winterfärbung ausdauernder Blätter auf, deren Chlorophyll im Winter deshalb eines ausgiebigeren Schutzes gegen die zerstörende Wirkung des Lichtes bedarf, weil bei niederer Temperatur keine nennenswerthe Neubildung von Chlorophyll stattfindet.[2]) Es kann hier auf die allbekannte Thatsache hingewiesen werden, dass bei so vielen Pflanzen bloss die Blattunterseiten eine roth gefärbte Oberhaut besitzen; ein Factum welches mit der von BÖHM[3]) gemachten Beobachtung, dass die Blattunterseite für intensives Licht viel empfindlicher ist, als die Blattoberseite, in vollkommenem Einklang steht. Schliesslich sei es mir gestattet, auf einige interessante von Prof. Dr. v. KERNER angestellte Culturversuche hinzuweisen, deren Ergebnisse mir der genannte Forscher ausführlich mitzutheilen so gütig war. Prof. v. KERNER säete die Samen verschiedener wildwachsender und kultivirter Pflanzen der Thäler und Ebenen in seinem Versuchsgarten auf dem über 5000' hohen Blaser in Tyrol aus, um zu beobachten, inwieweit diese Pflanzen sich dem Hochgebirgsklima zu accomodiren im Stande wären. Da ergab sich nun das merkwürdige Resultat, dass nur diejenigen Arten in so beträchlicher Höhe gediehen, welche im Stande waren, durch

[1]) Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter, (1837). Vermischte Schriften pag. 375 ff.

[2]) Vergl. G. HABERLANDT, Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzungsberichte d. k. Akademie der Wissenschaften in Wien. 72. Bd. I. Abth. 1876.

[3]) Ueber die Verfärbung grüner Blätter im intensiven Sonnenlichte. Landw. Versuchsstationen. XXI. Bd. 1878. pag. 465.

Anthokyanbildung sich vor der schädlichen Wirkung der im Hochgebirge weit intensiveren Beleuchtung zu schützen. Ich habe die betreffenden Versuchsobjecte in getrocknetem Zustande selbst gesehen und war ganz erstaunt über die kräftige, üppige Entwicklung der gerötheten Pflanzen gegenüber dem kümmerlichen Aussehen der in der Entwicklung zurückgebliebenen blassgrünen Individuen. Professor v. KERNER ist der Ansicht, dass es sich hier vor Allem um Schutz, beziehungsweise um Zerstörung des Chlorophylls handle.

Im Vorausgegangenen sind bloss die typischen Epidermiszellen nach Bau und Function geschildert worden. Eine erschöpfende Besprechung der Epidermis hatte aber natürlich auch auf jene abweichend gebauten Oberhautzellen einzugehen, welche meist einzeln und nicht eben regelmässig vertheilt zwischen den typisch geformten Epidermiszellen auftreten und über deren Function noch so gut wie gar nichts bekannt ist. Was haben z. B. die sogen. Cystolithen der Urticaceen und Acanthaceen zu bedeuten? oder die verkieselten »Zwergzellen« in der Epidermis der Gräser; die schlauchförmigen, gerbstoffreichen Zellen in der Oberhaut von *Saxifraga Cymbalaria* und *Sedum spurium*? Eine Beantwortung dieser Fragen ist gewiss möglich; denn nicht nur jeder einzelnen Gewebeart kommt eine bestimmte physiologische Aufgabe zu, es hat selbst jede einzelne Zelle, welche von ihren Nachbarinnen abweichend gebaut ist, als localer Apparat einem besonderen Zwecke zu dienen.

C. Anhangsgebilde der Epidermis.

An den meisten Pflanzen wächst eine grössere oder geringere Anzahl von jugendlichen Epidermiszellen entweder einzeln oder gruppenweise zu sehr verschiedenartig geformten ein- oder mehrzelligen Anhangsgebilden aus, welche man unter den morphologischen Begriff der Trichome zusammenfasst oder auch als Haarbildungen im weitesten Sinne des Wortes bezeichnet. In der Mehrzahl der Fälle sind nämlich diese Auswüchse der Epidermis haarförmig, wenn sie auch andererseits nicht selten die Gestalt von Schuppen, Stacheln, Warzen oder Blasen besitzen. Wie aus ihren überaus mannigfaltigen Formen hervorgeht, sind die Trichome sehr verschiedenartigen Functionen angepasst; zum nicht geringen Theile auch solchen Functionen, welche mit den Aufgaben der Epidermis gar nichts gemein haben. Es ist demnach begreiflich, dass die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise nur jene Haarbildungen als zur Epidermis gehörig betrachten kann, welche dieses Gewebe in seiner Aufgabe als schützendes Hautgewebe unterstützen.

Vor Allem fällt hier in Betracht, dass durch einen dichten Haarüberzug die Transpiration der betreffenden Organe herabgesetzt und so die Gefahr der Austrocknung verringert wird. Wenn auch exacte Versuche über diesen Gegenstand noch fehlen, so ist doch ohne Weiteres einleuchtend, dass ein dichter Ueberzug von trockenen Haaren wie ein Schirm wirken muss, welcher das betreffende Organ vor direkter Insolation und deren Folgen schützt. Auch verzögert derselbe den Luftwechsel über der transpirirenden Fläche und verringert auch aus diesem Grunde die Transpiration. In Uebereinstimmung mit dieser Annahme zeigen Steppen- und Wüstenpflanzen häufig eine dichte Behaarung. So z. B. in der Sahara die Gattungen *Crozophora* mit wolliger Haarbekleidung, *Artemisia* mit seidenartig sich anschmiegenden und *Salvia* mit steifen, starren Haaren.[1])

---

[1]) Vergl. GRISEBACH, Die Vegetation der Erde. II. Bd. pag. 97.

In Wüsten und Steppen dürfte die Haarbekleidung der Blätter wohl auch noch einem anderen Zwecke dienen, nämlich als Schutzmittel gegen die starke nächtliche Wärmestrahlung. In neuerer Zeit hat DARWIN in seinem Buche über das Bewegungsvermögen der Pflanzen gezeigt, dass sich die Blätter gewöhnlich durch nyctitropische Bewegungen dem schädlichen Einflusse der Wärmestrahlung entziehen; es wäre deshalb interessant, zu erfahren, ob reichlich behaarte Blätter ebenso ausgiebige Schlafbewegungen ausführen wie unbehaarte.

Dass die Haarbekleidung in vielen Fällen auch die direkten Folgen einer zu intensiven Beleuchtung abwehrt und so die gleiche Bedeutung hat wie eine durch Anthokyan rothgefärbte Epidermis, unterliegt in Anbetracht der so häufigen Behaarung der lichtempfindlichen Blattunterseite keinem Zweifel. Interessant sind in dieser Hinsicht die Beobachtungen WIESNERS[1]) über die Laubblätter der verschiedenen Pappel-Arten. Die Blätter der Silberpappel (*Populus alba*) schwanken im Winde nach allen Richtungen, so dass die Blattunterseiten immer wieder vom Lichte hell beschienen werden und deshalb mit einem silberweissen dichten Haarfilze versehen sind. Die Blätter der Schwarzpappel (*Populus nigra*) und noch einiger anderer Arten (*Pop. tremula, pyramidalis, canadensis*) zeichnen sich zwar gleichfalls durch grosse Beweglichkeit aus, allein in Folge ihres senkrecht zur Blattfläche stark abgeplatteten Stieles können sie sich bei jedem Windstosse fast nur in der Ebene der Blattspreite bewegen, welche in »günstiger fixer Lichtlage« senkrecht zur Richtung des stärksten einfallenden Lichtes gestellt ist. Die Blattunterseite kommt hier also nie in Gefahr, zu stark beleuchtet zu werden und demgemäss besitzt sie auch keine lichtschützende Haarbekleidung.

Die Anhangsgebilde der Epidermis haben in verschiedener Ausbildung (als steife Haare, Borsten, Drüsen- und Brennhaare) der Pflanze als Schutzmittel gegen die Thierwelt zu dienen und sind deshalb gleichfalls zum Hautsystem zu rechnen. Am einleuchtendsten ist in dieser Hinsicht die Function der Brennhaare, bei denen es nicht schwer fällt, jede einzelne Eigenthümlichkeit ihres Baues mit ihrer Aufgabe in Beziehung zu setzen. Häufig werden die Trichome auch noch zu anderen oft sehr wichtigen Leistungen herangezogen, doch sind dieselben dann nicht mehr als Bestandtheile des Hautsystems aufzufassen. So gehören die Wurzelhaare, und ferner auch die Digestionsdrüsen der insektenfressenden Pflanzen zum Ernährungssystem. Die hakenförmig gekrümmten Haare von *Phaseolus multiflorus* und vielen anderen Schlingpflanzen sind Haftorgane. Die federartigen Haarbildungen an Samen und Früchten stellen Verbreitungsmittel vor. Auf alle diese Functionen kann hier selbstverständlich nicht näher eingegangen werden.

II. Das Periderm.

A. Begriffsbestimmung des Periderms.

Die Epidermis kann älteren, mehrjährigen Pflanzenorganen aus einem doppelten Grunde nicht genügen. Erstens bildet sie ein verhältnissmässig doch zartes Hautgewebe, welches grössere Organe, wie die Stämme und Aeste der Holzpflanzen, nicht mehr ausreichend schützt, und zweitens kann die Epidermis als Dauergewebe nur in seltenen Fällen dem Dickenwachsthum der Organe durch eigenes Wachsthum derart folgen, dass sie nicht alsbald zersprengt

[1]) Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. Denkschriften der Wiener Akademie. XLIII. Bd. 1880. pag. 45 u. 46 des Separatabdrucks.

und zerrissen wird.[1]) Die Epidermis hat daher durch ein resistenteres, stärkeres Hautgewebe ersetzt zu werden, welches ausserdem die Fähigkeit besitzen muss, sich stets auf's Neue zu regeneriren, damit das betreffende Organ in jedem Stadium des Dickenwachsthums von einem schützenden Hautgewebe umkleidet wird. Zwei verschiedenartige Anforderungen, welche die Epidermis derart zu erfüllen im Stande ist, dass ihre Zellen einestheils verdickte und cuticularisirte Aussenwandungen und anderntheils lebende Plasmakörper besitzen, steigern sich auf der nächst höheren Stufe der Ausbildung des Hautsystems in solcher Weise, dass eine Gewebeart nicht mehr ausreicht und nothwendigerweise das Princip der Arbeitstheilung zur Geltung kommen muss. Das Periderm, wie wir das in Rede stehende Hautgewebe nennen, besteht demnach aus zwei Gewebearten: Einem Dauergewebe, dem Kork, dessen Aufgabe es ist die darunter liegenden Gewebe vor zu grosser Wasserverdunstung, vor mechanischen Verletzungen und anderen Beschädigungen zu schützen und einem Bildungsgewebe, dem Phellogen, welchem die Aufgabe der fortdauernden Regeneration des todten, in Folge des Dickenwachsthums immer wieder zerreissenden Korkgewebes zukommt. Um es also zu wiederholen: die verdickten Aussenwandungen der Epidermis und das Korkgewebe einerseits, die lebenden Plasmakörper der Epidermiszellen und das Phellogen andererseits — sind physiologisch gleichwerthige Theile der beiden Hautgewebe, der Epidermis und des Periderms.

Der Begriff des Periderms erscheint hiernach in anatomisch- physiologischer Fassung. H. v. Mohl, welcher den Ausdruck Periderm zuerst angewendet hat, verstand darunter jene Korke, welche aus flachen, tafelförmigen Zellen bestehen, die sogen. Lederkorke. Dies war also eine rein histologische Abgrenzung des Begriffes. In neuerer Zeit hat de Bary in seiner vergleichenden Anatomie (pag. 560) unter den Begriff des Periderms alle Gewebe zusammengefasst, welche aus dem Phellogen hervorgehen, und auch dieses selbst mit dazu gerechnet. Nachdem aber, wie später noch ausführlicher gezeigt werden soll, das Phellogen nicht bloss Kork erzeugt, sondern sehr häufig auch Parenchymzelllagen (das sogen. Phelloderm) und nach Ambronn's Untersuchungen sogar Collenchymzellen, also mechanische Elemente, so repräsentirt das Periderm im Sinne de Bary's bloss eine entwickelungsgeschichtliche Einheit, die weder vom rein histologischen noch vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus gerechtfertigt werden könnte.

B. Bau und Function des Periderms.

1. Der Kork.

Die einzelne Korkzelle ist meist von prismatischer, resp. tafelförmiger Gestalt mit 4—6seitiger Grundfläche. Die Zellwand ist ringsum mehr oder weniger stark verdickt und zwar meist gleichmässig; selten besitzt die äussere Wand (*Salix, Zanthoxylon fraxineum*) oder die innere (*Mespilus germanica, Viburnum Opulus*) eine grössere Dicke.[2]) Nach den Untersuchungen de Bary's, welche von Höhnel[3]) vielfach erweitert wurden, besteht die Korkzellmembran gewöhnlich aus

---

[1]) Zu solchen Ausnahmen gehören die Stämme und Aeste von *Viscum album*, *Ilex*-Arten, die immergrünen Jasminen, *Menispermum canadense*, *Aristolochia Sipho*, *Sophora japonica*, *Acer striatum* u. A. Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie pag. 551.

[2]) S. de Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 117.

[3]) Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissensch. in Wien. LXXVI. Bd. I. Abth. Jahrg. 1877. Ich citire im Folgenden stets nach der Paginirung des Separatabdrucks.

drei verschiedenen Lamellen. Zu innerst liegt eine (bisweilen verholzte) Celluloseschicht, dann folgt nach aussen eine verkorkte Lage, die sogen. Suberinlamelle, welcher die ganze Zellwand ihre physiologisch wichtigen Eigenschaften verdankt und nach dieser kommt dann noch die Grenz- oder Mittellamelle (Intercellularsubstanz), welche zwei benachbarten Zellen gemeinschaftlich ist und entweder die Reactionen der Cellulose zeigt oder gleichfalls verholzt ist.[1]) Bei dünnen Zellmembranen kann die innere Celluloseschicht auch fehlen und dann sind jene bis auf die Grenzlamelle total verkorkt.

Ueber den Korkstoff oder das Suberin, welches den Korkzellwandungen eingelagert ist, liegen namentlich von chemischer Seite zahlreiche Untersuchungen vor, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann; ich verweise in dieser Hinsicht auf die sehr vollständige Literaturzusammenstellung in HÖHNEL's Abhandlung (l. c. pag. 63 ff.) Wenn auch die chemische Natur des Suberins noch nicht vollständig bekannt ist, so ist doch soviel sichergestellt, dass dasselbe eine dem Cutin der Epidermiszellwände und der Cuticula sehr nahestehende, mit demselben vielleicht identische Substanz vorstellt. Ueber die mikrochemischen Reactionen der verkorkten Zellwände ist gleichfalls in v. HÖHNEL's Abhandlung nachzulesen, welche sich über diesen Gegenstand sehr ausführlich verbreitet. Am bequemsten lassen sich verkorkte Zellmembranen durch ihre Unlöslichkeit in concentrirter Schwefelsäure erkennen. Das Suberin ist wie das Cutin in den Cuticularschichten der Epidermis zwischen die Cellulosemicellen der Zellwand eingelagert, so dass die Suberinlamelle immer aus zwei membranbildenden Stoffen besteht. Wie von HÖHNEL (l. c. pag. 76 ff.) gezeigt wurde, kann die Suberinlamelle auch verkieselt sein; dabei ist bemerkenswerth, dass in der Regel nur solche Arten verkieselte Korke aufweisen, die auch in der Epidermis viel Kieselsäure enthalten.

Von den sonstigen Eigenschaften der Zellwände, welche mit der Function des Korkes in Beziehung stehen, wäre noch erwähnenswerth, dass Porenkanäle sehr selten sind und dass sie nach v. HÖHNEL (l. c. pag. 82) bloss in der (inneren) Celluloselamelle vorkommen, niemals aber die Suberinlamelle durchsetzen. Die erstere ist namentlich dann mit Poren versehen, wenn sie verdickt ist. Es dürfte hieraus zu folgern sein, dass die Porenkanäle für das ausgebildete Korkgewebe bedeutungslos sind; es wäre ja auch das Vorhandensein von Poren, welche die ganze Wand durchsetzen, mit den Aufgaben des Korkgewebes gar nicht vereinbar. Die Poren functioniren offenbar nur in der lebenden, oder richtiger gesagt in der werdenden Korkzelle und erleichtern die Ernährung und Ausbildung der Suberinlamelle. — Mit der physiologischen Aufgabe des ausgebildeten Korkgewebes steht es dagegen im Zusammenhange, wenn die Suberinlamelle der Aussenwand stärker verdickt ist, als die der Innenwand; in diesem Falle besitzt dann gewöhnlich die innenseitige Celluloselamelle eine grössere Dicke, als der aussenseitige Theil des Schlauches. —

Was den Inhalt der Korkzellen betrifft, so sind dieselben als abgestorbene Gewebselemente meistens luftführend. Namentlich gilt dies für den dünnwandigen Kork. Ob dabei noch Reste des Plasmaleibes in Form eines dünnen Ueberzuges die Zellwände auskleiden oder nicht, ist nur von untergeordneter Bedeutung.[2]

---

[1]) Diese von mir gemachte Beobachtung (Ueber die Nachweisung der Cellulose im Korkgewebe. Oesterr. bot. Ztg. 1875, Augustheft) wurde von HÖHNEL, l. c. pag. 54 ff. (Separatabdruck) bestätigt.

[2]) Vergl. HÖHNEL, l. c. pag. 84.

Wichtiger dagegen ist es, dass viele dickwandige Korke in ihren Zellen gelbe bis rothbraune Inhaltstoffe enthalten, welche die Zelllumina ausfüllen und theilweise wenigstens aus Gerbstoffen und deren Zersetzungsprodukten (Phlobaphene) bestehen.[1]) Daneben sind noch besondere Vorkommnisse zu erwähnen; das Betulin in Birkenkork und das in Form von nadelförmigen Krystallen auftretende Cerin in Bouteillenkork *(Quercus Suber)*. Bisweilen kommt auch oxalsaurer Kalk in Form von Drusen *(Quercus Suber)* oder Raphiden *(Testudinaria elephantipes)* im Korke vor. Hinsichtlich der Beziehungen zwischen Zellinhalt und Function wurde von HÖHNEL darauf aufmerksam gemacht, dass »die Korke um so inhaltsreicher sind, je näher sie ihrer Function und Entstehung nach an die Oberfläche der Rinde zu stehen kommen, vorausgesetzt, dass sie nicht massig entwickelt sind. Dieses deutet darauf hin, dass massige Korke durch ihre Lufthaltigkeit noch eine besondere Function erfüllen.«

So wie die Epidermiszellen bilden auch die Korkzellen ein lückenloses Gewebe. Dieser Mangel an Intercellularräumen ist selbstverständlich das erste Erforderniss behufs der Functionstüchtigkeit des Korkes. Die einzelnen Zellen ordnen sich gewöhnlich in radiale Reihen an und bilden Gewebsschichten von sehr ungleicher Dicke. Es giebt »Korkhäute«[2]), welche bloss 2—3 Zelllagen stark sind und dann wieder »Korkkrusten«, deren Durchmesser grösser ist, als der des von ihnen bedeckten Zweiges. Die Korkhäute bestehen gewöhnlich bloss aus tafelförmigen Zellen und bilden glatte Ueberzüge der Rinde. Die Korkkrusten dagegen werden von weiten und weichen Korkzellen gebildet, zwischen welchen am Ende jedes Vegetationsjahres dünne Zonen aus tafelförmigen Zellen eingeschaltet werden. Diese massigen Korkkrusten bilden keine gleichmässigen Ueberzüge, sondern sind mit tiefen Längsfurchen versehen, so dass die Korkmassen flügelartige Vorsprünge bilden. Ungleiche Korkproduction und Rissbildung in Folge des Dickenwachsthums sind die Ursachen dieser Erscheinung. — Während bei den meisten Holzgewächsen der Kork in Form von Häuten auftritt, beschränkt sich das Vorkommen von Korkkrusten auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Pflanzen. Hierher gehören die bekannten Korkeichen *(Quercus Suber, occidentalis,* auch *Qu. pseudosuber)* die jüngeren Triebe von *Acer campestre, Liquidambar styraciflua, Ulmus suberosa, Evonymus europaeus,* von *Banksia-* und *Hakea*-Arten, die Stämme der kletternden *Aristolochien* u. A. Offenbar müssen alle diese Pflanzen irgend eine biologische Eigenthümlichkeit miteinander gemein haben, welche die massige Entwickelung des Korkes nothwendig macht. Von HÖHNEL wurde nachgewiesen, dass bei *Ulmus suberosa, Evonymus europaeus, Liquidambar styraciflua, Passiflora limbata* u. A. die in Rede stehenden Gewebemassen zum grossen Theile unverkorkte Zellwände besitzen und deshalb gar nicht als Korkgewebe zu betrachten sind; es hätte also die massige Entwickelung des Gewebes die mangelnde Verkorkung zu ersetzen; die geringere Qualität würde durch die grössere Quantität ersetzt werden. Allein auch bei dieser Annahme bleibt noch immer die Frage übrig, weshalb es die betreffenden Pflanzen vorziehen, auf die Verkorkung des Gewebes zu verzichten, um den gleichen Effect mit weit grösserem Materialaufwande zu erzielen? Ausserdem wird auch von HÖHNEL constatirt, dass bei gewissen Pflanzen *(Quercus suber, Acer campestre, Aristolochia cymbifera, Peixotoa* u. A.) die Korkflügel durchweg aus echtem Kork

[1]) Vergl. v. HÖHNEL, l. c. pag. 85.

[2]) Vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie. pag. 565.

bestehen. Die oben aufgeworfene Frage nach der biologischen Ursache der Massenentwickelung des Korkes ist also vollkommen gerechtfertigt und es bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten auf diese noch ganz dunkle Frage Licht zu werfen.

Wir wollen uns nunmehr den physikalischen Eigenschaften des Korkes zuwenden. Das hauptsächlichste Interesse beansprucht mit Rücksicht auf seine Function die sehr geringe Durchlässigkeit des Korkes für Wasser. Es geht dieselbe aus verschiedenen Versuchen hervor, welche über den Einfluss des Korkes auf die Grösse der Transpiration angestellt wurden. Von Nägeli und von Eder[1]) wurden beispielsweise die Transpirationsgrössen von unverletzten und geschälten Kartoffeln verglichen, wobei der letztgenannte Autor zu dem Resultate kam, dass beispielsweise eine ungeschälte Kartoffel zu Beginn des Versuches in 24 Stunden 0,0397 Grm. Wasser (pro 100 Grm. Kartoffelgewicht) abgab, eine sehr fein geschälte Kartoffel dagegen 2,5548 Grm., also ungefähr 64 mal so viel. Nach einer Woche verlor die geschälte Kartoffel noch 44 mal so viel Wasser, als die ungeschälte.

Die geringe Permeabilität der dünnen Korkhaut an 2—3jährigen Zweigen geht aus von mir angestellten Versuchen[2]) hervor, bei welchen Zweigstücke von *Sambucus nigra, Triaenodendron caspicum* u. *Morus alba,* deren beiderseitige Schnittflächen und Rindenporen oder Lenticellen verklebt waren, nach fünf Tagen erst 7,66 % *(Sambucus),* 3,58 % *(Triaenodendron)* und 9,26 % *(Morus)* ihres Wassergehaltes durch Transpiration verloren hatten. Bei einem anderen Versuche, wobei ein *Morus*-Zweig bloss an seiner oberen Schnittfläche (und an den Lenticellen) verklebt, mit der unteren Schnittfläche dagegen in Wasser getaucht wurde, betrug die durchschnittliche Menge des von dem 5 Grm. schweren Zweige abgegebenen Wassers bloss täglich 45 Milligrm., also kaum 1 % seines Gewichtes. Ein 3jähriger Zweig der Rosskastanie *(Aesculus Hippocastanum)* gab bei einem ähnlichen von Wiesner u. Pacher[3]) durchgeführten Versuche täglich 1,72—1,89 % seines Gewichtes an Wasser ab. Von den genannten Forschern wurde zugleich constatirt, dass einjährige Zweige der Rosskastanie geringere Wassermengen verdunsten, als 2—3jährige, was offenbar darauf zurückzuführen ist, dass älteres Periderm von Rissen reichlicher durchsetzt wird, als jüngeres. Erst von dem 4jährigen Zweige angefangen scheint die zunehmende Mächtigkeit der Peridermlagen den immer grösser werdenden Transpirationswiderstand zu bedingen (l. c. pag. 3). Es geht aus diesen Angaben zugleich hervor, dass bei allen Versuchen über die Permeabilität des Korkes für Wasser wahrscheinlich zu hohe Werthe gefunden wurden, weil der Einfluss, der wohl stets vorhandenen, wenn auch schmalen Risse nicht zu eliminiren ist. Jedenfalls ist das Korkgewebe auch in dünnen Lagen ein noch viel ausgiebigerer Schutz gegen zu grosse Transpiration, als die Epidermis. Dass die überwinternden Aeste, Zweige und Knospen der Holzgewächse eines solchen Schutzes in der That bedürftig sind, ergiebt sich daraus, dass die Transpiration selbst bei Temperaturen unter Null nicht sistirt wird. Von Wiesner u. Pacher (l. c. pag. 7) liegen in dieser Hinsicht Versuche vor, von welchen ich

[1]) Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. LXXII. Bd. I. Abth. 1875. pag. 267 ff.

[2]) G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. LXXII. Bd. I. Abth. 1875.

[3]) Ueber die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Rosskastanie. Oesterr. bot. Ztschrift. 1875. No. 5.

hier einige mittheile. So verlor z. B. ein im Transpirationsapparat befindlicher 2jähriger Rosskastanienzweig bei einer Temperatur von — 3,5 bis — 10,5° C. in 24 Stunden 0,323 % seines Gewichtes an Wasser. Bei einer Temperatur von — 5,5 bis — 13° C. gab derselbe Zweig 0,199 % Wasser ab. Ein 3jähriger Eichenzweig erlitt bei — 3 bis — 8,5° C. in 24 Stunden einen Transpirationsverlust von 0,251 %, bei — 5,5 bis — 13° C. einen solchen von 0,192 %. Die Transpiration der Zweige ist also selbst bei so niedrigen Temperaturen durchaus nicht unbedeutend und es lässt sich hiernach erwarten, dass auch die überwinternden Knospen transpiriren werden, um so mehr, als sie bei milderen Temperaturen ziemlich ansehnliche Transpirationsverluste erleiden. So ermittelten WIESNER u. PACHER für eine Rosskastanienknospe eine tägliche Wasserabgabe von 1,523—1,6 %. Wenn demnach die Zweige und Aeste durch Korkgewebe gegen Austrocknung zu schützen sind, so wird das gleiche auch für die Knospen gelten und in der That finden wir, dass die Knospendecken oder Tegmente sehr häufig unter ihrer äusseren Epidermis (welche sich übrigens bei *Aesculus* ablöst) noch eine Korklage besitzen.[1]) Es geht daraus hervor, dass sich das Auftreten des Korkes nicht nach der morphologischen Dignität des betreffenden Organes richtet, wie man früher öfters annahm, sondern ausschliesslich nach den physiologischen Bedürfnissen der Pflanze. —

Für Gase ist das Korkgewebe überaus schwer durchlässig, wodurch es sich von der Epidermis sehr beträchtlich unterscheidet. Nach sehr eingehenden von WIESNER[2]) angestellten Versuchen erwiesen sich selbst ganz dünne Korkplättchen (von der Korkeiche und der Kartoffel) auch bei beträchtlichen Druckdifferenzen für atmosphärische Luft so gut wie impermeabel.

Wenn wir die geringe Durchlässigkeit des Korkes für Wasser und Gase mit dem anatomischen Bau seiner Zellwandungen in Beziehung setzen wollen, so müssen wir die verholzte Mittellamelle von den Suberinlamellen scharf unterscheiden. Nachdem verholzte Membranen eine hohe Leitungsfähigkeit für Wasser besitzen und auch für Gase leicht durchlässig sind, erscheint es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Bewegung des Wassers und der Gase ausschliesslich oder doch hauptsächlich in dem zusammenhängenden System der Mittellamellen erfolgt, welche so zu sagen ein System von substanzerfüllten Intercellularräumen vorstellen. Die Suberinlamellen sind dann möglicherweise für Wasser sowol wie für Gase vollkommen impermeabel. Wie es sich unter dieser Voraussetzung mit dem molekularen Bau der Suberinlamellen verhält, dies zu erörtern würde uns hier zu weit führen.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Function des Korkes ist sein geringes Wärmeleitungsvermögen. Er erweist sich dadurch als ein den Bedürfnissen der überwinternden oberirdischen Pflanzenorgane besonders angepasstes Hautgewebe. An jedem Zweige oder Aste sind nämlich zwei sehr peripherisch gelegene Meristeme, das Phellogen und der cambiale Verdickungsring vorhanden, welche gegen zu rasche Temperaturschwankungen ausgiebig zu schützen sind. Denn bekanntlich erfolgt das Absterben gefrorener Pflanzentheile um so leichter, je rascher das Aufthauen vor sich geht. Nachdem nun im Laufe

---

[1]) Vergl. C. MIKOSCH, Beiträge zur Anatomie u. Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. LXXIV. Bd. I. Abth. Jahrg. 1876.

[2]) Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien. LXXIX. Bd. I. Abth. 1879.

eines Winters den peripherisch gelegenen Bildungsgeweben der Holzgewächse ein überaus häufiger Wechsel von Gefrieren und Aufthauen nicht erspart bleibt, so muss der Pflanze um so mehr daran gelegen sein, diesen Wechsel durch Verlangsamung der Temperaturschwankungen möglichst unschädlich zu machen. Wenn der Gärtner seine empfindlicheren Holzpflanzen im Winter mit Stroh und Werg umwickelt, so ahmt er damit nur die Natur nach, welcher im Korkgewebe und in der später zu besprechenden Borke ein noch viel zweckmässigeres Material zu Gebote steht.

Wichtig für die Function des Korkes ist auch seine beträchtliche Dehnbarkeit und Elasticität, Eigenschaften, welche auch den cuticularisirten Zellmembranen, also den Aussenwandungen der Epidermiszellen, in hohem Grade zukommen. Wenngleich in Folge des Dickenwachsthums auftretende Längsrisse im Korkgewebe durch die Thätigkeit des Phellogens bald wieder geschlossen werden, so ist doch leicht einzusehen, dass häufige Rissbildungen im Kork aus verschiedenen Gründen sehr unerwünscht sind. Durch die Dehnbarkeit der Korkzellwände wird nur eine zu grosse Zerklüftung vermieden. Dabei ändern natürlich die tangential gedehnten und radial gedrückten Zellen ihre Gestalt und werden mehr oder weniger stark zusammengepresst. Auch die Zellwände selbst erleiden Veränderungen, indem, wie HÖHNEL (l. c. pag. 89) nachwies, bloss die Suberinlamellen sehr dehnbar sind, und in Folge dessen intact bleiben, während die verholzten und viel weniger dehnsamen Mittellamellen und Celluloseschläuche in Querstreifen zerrissen werden, deren Zwischenräume an Querschnitten wie Porenkanäle erscheinen.

Schliesslich soll nur mit wenigen Worten daran erinnert werden, dass sich der Kork auch als vortreffliches Schutzmittel gegen die Angriffe der Schmarotzerpilze, sowie der höheren und niederen Thierwelt bewährt und dass er in dieser Function sehr häufig durch verschiedene der Rinde eingelagerte Gerbstoffe, Bitterstoffe, Alkaloïde etc. unterstützt wird.

Weil die verkorkte Zellwand beinahe vollständig luft- und wasserdicht ist, und auch den osmotischen Durchtritt von Nähr- und Baustoffen in hohem Grade erschwert, so macht die Pflanze nicht bloss zur Herstellung ihrer Hautgewebe, sondern auch dort überall von verkorkten Zellmembranen Gebrauch, wo es sich um eine Abgrenzung von Zellen oder Geweben handelt, deren Stoffaustausch mit den angrenzenden Geweben möglichst vermieden werden soll. So wurde in neuerer Zeit von ZACHARIAS[1]) für eine grössere Anzahl von verschiedenartigen Secretbehältern die Verkorkung ihrer Membranen nachgewiesen. Besonders zeichnen sich in dieser Hinsicht die Behälter farbloser bis hellgelber, in Alkohol löslicher ätherischer Oele aus, wie sie z. B. im Parenchym der Stammtheile und der Blätter verschiedener Zingiberaceen, Piperaceen *Acorus Calamus* etc. vorkommen. Schleim- und Raphidenschläuche mit verkorkten Wandungen wurden dagegen bloss in den Gattungen *Aloë*, *Mesembryanthemum* u. *Hohenbergia* angetroffen. Früher hatte schon DE BARY[2]) auf derartige Vorkommnisse aufmerksam gemacht und von TRÉCUL wurde gezeigt, dass die Membranen der Milchsaftbehälter von *Calystegia sepium* von Schwefelsäure nicht gelöst werden, also das charakterische Verhalten von verkorkten Zellwänden zeigen. Die Schutzscheide CASPARY's (Endodermis DE BARY's) ist gleichfalls, wie schon seit langem bekannt ist, mit verkorkten Zellwänden versehen und der Vortheil dieser Einrichtung leuchtet sofort ein, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Schutzscheiden entweder den gesammten Gefässbündelkörper oder die einzelnen Leitbündel umgeben. Sie verhindern auf diese Weise, dass aus den Leitbündeln die aufsteigenden Nährsalze vorzeitig die Leitbahnen verlassen, vielleicht schon theilweise im Stamme, während sie doch bis in die Laubblätter hinaufgeleitet werden.

---

1) Ueber Secret-Behälter mit erkorkten Membranen. Bot. Ztg. 1879. No. 39. u. 40.

2) Vergl. Anatomie, pag. 152.

sollen. Ebenso verhindern sie, dass die aus den Laubblättern im Leitparenchym nach abwärts strömenden Baustoffe (z. B. Glycose) in die Gefässbündel eintreten und hier von dem aufsteigenden Wasserstrome wieder nach aufwärts gerissen werden. — Hierher gehören auch die subepidermalen Bastmäntel der Rhizome jener *Carex*-Arten, welche in lehmigem oder wasserdurchtränktem Boden vegetiren und deshalb grosser Luftkanäle bedürfen. Um das Eindringen des Wassers zu verhüten, sind, wie bereits SCHWENDENER [1]) angab, die Rindenzellen und Bastzellen verkorkt. Später wurde dann von HÖHNEL (l. c. pag. 149 ff.) gezeigt, dass diese peripherischen Bastzellen denselben Membranbau besitzen wie die Korkzellen; »eine Mittellamelle, die sich in SCHULZE'schem Gemisch leicht löst, eine sehr dünne Suberinlamelle und einen dicken, verholzten Celluloseschlauch.«

Wegen der physikalischen Eigenschaften seiner Zellwandungen ist der Kork auch besonders geeignet als Vernarbungsgewebe zu fungiren. Es werden demnach Wunden im Parenchym der Stengel, Wurzeln und Blätter gewöhnlich mittelst sogen. Wundkorkes abgeschlossen. Die der Wundfläche angrenzenden, unverletzten Zellen theilen sich in tangentialer Richtung, es entsteht ein Phellogen und dieses bildet Korkgewebe. In solcher Weise vernarben z. B. die vielen in Folge des herbstlichen Laubfalles auftretenden Wundflächen an den Zweigen. Auch abgestorbene oder erkrankte Pflanzentheile werden von den gesunden durch Korkbildung abgegrenzt.

2. Das Phellogen.

So wie das Dicken- und Flächenwachsthum der Aussenwandungen der Epidermis von den Plasmaindividuen dieses Gewebes abhängt, ebenso beruht die Neubildung und fortwährende Ergänzung des Korkes auf der Thätigkeit des als Phellogen bezeichneten Bildungsgewebes. Dasselbe besteht aus plasmareichen, zartwandigen Meristemzellen von tafelförmiger Gestalt, welche gewöhnlich bloss eine einzige Schicht bilden. Diese Initialzellen theilen sich in tangentialer Richtung und von den beiden Tochterzellen wird die äussere zu einer Korkzelle, die innere bleibt Phellogenzelle. Von SANIO [2]) wird dieser Vorgang als centripetale Theilungsfolge bezeichnet. Wenn dagegen von den beiden Tochterzellen die äussere zur neuen Phellogenzelle wird, die innere dagegen zu einer parenchymatischen Phellodermzelle sich ausbildet, so ist das nach SANIO eine centrifugale Theilungsfolge. Wie schon oben erwähnt, beschränkt sich also die gewebsbildende Thätigkeit des Phellogens nicht bloss darauf, Kork zu erzeugen; neben dieser Hauptfunction vollzieht es — zwar häufig, aber nicht immer — auch Nebenfunctionen, indem es durch Bildung von »Phelloderm« zur Verstärkung des chlorophyllführenden Rindenparenchyms beiträgt, oder (bei *Melanoselinum decipiens)* durch Bildung von Collenchym am Aufbau des mechanischen Systems betheiligt ist.

Der Entstehungsherd des Phellogens ist häufig in der Epidermis oder in den unmittelbar darunter befindlichen Parenchymschichten gelegen. Die betreffenden Mutterzellen theilen sich in tangentialer Richtung und erzeugen so zunächst das korkbildende Folgemeristem. Auf diese Weise kommen die Oberflächenperiderme [3]) zu Stande. Dieselben gehen bei sämmtlichen Pomaceen und *Salix*-Arten, bei verschiedenen *Viburnum*-Species, *Nerium Oleander*, *Staphylea pinnata* etc. aus der Epidermis hervor. In den meisten Fällen dagegen ist es die unter der Epidermis gelegene Parenchymschicht, welche die Mutterzelllage des Phellogens bildet. Die Mehrzahl unserer Waldbäume und Sträucher gehört in diese Kategorie.

---

[1]) Mechanisches Princip, pag. 126 u. 127.

[2]) Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes, PRINGSHEIM's Jahrbücher für wissensch. Botanik. II. Bd. pag. 39.

[3]) Vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie. pag. 563.

Bei vielen Holzgewächsen tritt die Phellogenbildung in grösserer Entfernung von der Oberfläche auf, entweder in tieferen Rindenparenchymschichten, oder wie z. B. bei den Wurzeln der Dicotylen und Gymnospermen noch tiefer im Inneren des Organs, in einer Zelllage, die bereits dem Gefässbündelsystem angehört. Bei den Wurzeln ist es das Pericambium, welches zur Initialschicht des Phellogens wird. Es ist begreiflich, dass wenn solch innen entstandenes Phellogen Kork bildet, die darüber befindlichen Gewebe von jeder Wasserzufuhr abgeschnitten werden und vertrocknen müssen. Dieses vertrocknete Rindengewebe bildet dann gemeinschaftlich mit den Korklagen die sogen. Borke.

Das Phellogen kann früher oder später seine Thätigkeit einstellen und selbst zu Kork werden. Dies ist z. B. bei Organen der Fall, deren Dickenwachsthum sistirt wird, z. B. bei Aepfeln und Knospendecken. Hier wird das Phellogen überflüssig und das Periderm besteht schliesslich bloss aus Korkgewebe. In anderen Fällen hört das primäre Phellogen zu functioniren auf, wird aber durch ein weiter innen neu entstehendes Korkbildungsgewebe ersetzt; dieser Process kann sich öfters wiederholen, es werden immer wieder neue, tiefer liegende Periderme gebildet, welche entsprechende Gewebestücke aus der Rinde gleichsam herausschneiden und der Austrocknung preisgeben. So wird die Borke immer mächtiger, zugleich aber von immer complicirterer Structur.

III. Die Borke.

Wenn wir die Borke als dritte Ausbildungsstufe des Hautsystems bezeichnen, so soll damit nicht gesagt sein, dass diese ausgetrockneten Gewebemassen, ähnlich wie das Periderm im Verhältniss zur Epidermis, als eine Folge gesteigerter und zugleich modificirter Ansprüche an das Hautsystem sich herausstellen. Die Borke hat genau dieselben Aufgaben zu erfüllen wie das Korkgewebe und nicht einmal die Behauptung wäre zulässig, dass letzteres den gesteigerten Anforderungen, welche an das Hautgewebe alternder Stämme gestellt werden, nicht mehr nachkommen könne. Die Rothbuche, die Korkeiche u. A. besitzen zeitlebens selbst an den mächtigsten Stämmen bloss Korkgewebe. Wenn wir nun trotzdem die Borke als eine besondere Ausbildungsstufe des Hautsystems betrachten, so geschieht dies hauptsächlich ihres anatomischen Baues wegen. Das Periderm bildet eine wohl charakterisirte anatomisch-physiologische Einheit. Die Borke dagegen ist ausschliesslich eine physiologische Einheit, weil in derselben ausser den Korklamellen auch noch verschiedene andere Gewebearten vertreten sind, welche früher anderen Gewebesystemen angehörten. Ein ausgetrocknetes, abgestorbenes Gewebe kann eben nur mehr in einer Hinsicht der Pflanze von Nutzen sein, d. i. als schützendes Hautgewebe. Wie sehr z. B. eine vertrocknete Gewebeschicht, mag sie früher dem saftigsten Parenchym angehört haben, die Transpiration herabsetzt, beobachten wir an jedem angeschnittenen Apfel, dessen Transpirationsverluste täglich auffallend abnehmen. Andererseits sind vertrocknete Gewebemassen auch gegen mechanische Beschädigungen ein vortreffliches Schutzmittel.

Die Pflanze kann also ihre überflüssig gewordenen peripherischen Gewebe, wie die primären Bastbündel oder die Collenchymstränge, ferner die in Folge des Alters vielleicht functionsuntüchtig gewordenen Rindenparenchymmassen nicht besser verwerthen, als indem sie dieselben durch Korklamellen herausschneidet und sie im ausgetrockneten Zustande zur Verstärkung des Hautsystems verwendet. —

Ueber den anatomischen Bau der Borke ist nach dem Vorausgegangenen nur wenig mehr zu sagen. Wir wissen bereits, dass abgesehen vom Korkgewebe auch noch das mechanische und ernährungsphysiologische System das erforderliche Material zur Borkebildung liefern können. Auch die Unterscheidung von Schuppen- und Ringelborke wäre hier unter Hinweis auf die Handbücher der descriptiven Anatomie bloss zu erwähnen. Von grösserem Interesse sind für uns jene anatomischen Einrichtungen, welche die Festigung der Borke zum Zwecke haben. Zunächst ist es selbstverständlich, dass etwaige mechanische Stränge, welche früher die Festigkeit des ganzen Organs herstellten, nunmehr den festen Zusammenhang der verschiedenen Gewebemassen der Borke erhöhen werden. Das gleiche Ziel, verbunden mit einer allgemeinen Steigerung der Festigkeit und Härte des Gewebes wird durch Bildung zahlreicher isolirter oder Gruppen bildender Sklerenchymzellen angestrebt, welche aus der nachträglichen Verdickung von dünnwandigen Parenchymzellen hervorgehen. Diese letzteren behalten dabei entweder ihre ursprüngliche Form oder sie zeigen ansehnliche Veränderungen hinsichtlich Gestalt und Grösse[1]). Namentlich kommt es zur Bildung vielarmigen Steinsklerenchyms, welches besonders geeignet ist, eine feste Textur des ganzen Gewebes zu vermitteln. Die Sklerenchymzellen können sogar so reichlich auftreten, dass sie die Hauptmasse des ganzen Gewebes bilden; in diesem Falle kann mit HARTIG von einer »Steinborke« gesprochen werden. Die Eichen, Eschen, Ahorne, Birken, Weisstannen und namentlich die Rothbuchen besitzen derartige Steinborken, welche übrigens deshalb nicht genau unter den oben definirten Begriff der Borke fallen, weil ihre Entstehung keineswegs die Bildung von Korklamellen zur Voraussetzung hat.

Die Borke ist einer stetigen Abschülferung ausgesetzt; ihre obersten Schuppen trennen sich los und werden abgeworfen. Dass es sich hierbei nicht etwa um Ablösungsvorgänge handelt, welche sich als mechanische Folge des Dickenwachsthums gewissermassen unbeabsichtigt einstellen, ergiebt sich daraus, dass seitens der Pflanze eigene Trennungsgewebe gebildet werden, welche eine leichtere Abspaltung der Borkenstücke zum Zwecke haben. Es liegen hier analog wirkende Einrichtungen vor, wie an den Blattinsertionen zur Zeit des herbstlichen Laubfalls. Diese Trennungsgewebe gleichen hinsichtlich der Gestalt ihrer Zellen dem Korkgewebe, zwischen welchem sie in Form von Lamellen auftreten; sie unterscheiden sich aber vom Kork durch die mangelnde Verkorkung ihrer Zellwandungen. Von HÖHNEL, welcher diese Trennungsgewebe in anatomischer und theilweise auch physiologischer Hinsicht studirt hat, werden sie deshalb als Trennungsphelloïde[2]) bezeichnet. Er unterscheidet dabei active und passive Trennungsphelloïde. Wenn nämlich die Korkzellen dickwandig und fest, die dazwischenliegenden Phelloïdschichten dagegen dünnwandig und ausserdem zum Zerreissen in bestimmter Richtung geeignet sind, so bewirken nach HÖHNEL die hygroskopischen Krümmungen von Kork und todtem Rindengewebe die Zerreissung im Phelloïd oder an der Grenze desselben. In diesem Falle hätte man es mit einem passiven Trennungsphelloïd zu thun. Wenn dagegen die Korkzellen dünnwandig, die Phelloïdschichten dagegen dickwandig und verholzt sind, so veranlasst das Phelloïd mit dem Borkengewebe oder jenes vorwiegend allein, die Zerreissung in den Korklamellen. Dies wäre dann ein actives Trennungsphelloïd. Wenn nun auch zugestanden werden muss, dass diese Eintheilung sehr wahr-

[1]) Vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie. pag. 555.
[2]) Ueber den Kork und verkorkte Gewebe. pag. 95 ff.

scheinlich den natürlichen Verhältnissen entspricht, so wäre doch eine eingehendere und die Mechanik des Ablösungsvorganges genauer berücksichtigende Beweisführung sehr erwünscht gewesen. Immerhin lassen aber die anatomischen Untersuchungsergebnisse VON HÖHNEL's einige interessante Anpassungserscheinungen auf das Deutlichste erkennen.

Passive Trennungsphelloïde wurden von HÖHNEL bei *Boswellia papyrifera, Philadelphus coronarius, Fuchsia sp., Callistemon sp., Myrtus communis* u. A. gefunden. Bei *Boswellia papyrifera* sind die Korkzellen dickwandig, stark zusammengepresst und treten in 10—15 Schichten hintereinander auf. Die Phelloïdzellen bilden dagegen bloss eine einzige Lage, und besitzen dünne Aussen- und Seitenwandungen. Besonders ausgezeichnet sind aber ihre Innenwände; dieselben sind sehr dick, dabei in hohem Grade verholzt und verkieselt und besitzen nach innen vorspringende Leisten, welche meistens der Längsrichtung des Stammes folgen. Die Seitenwandungen zerreissen sehr leicht und so werden bei der Ablösung der Korkschichten die Innenwände der Phelloïdzellen blosgelegt, welche wegen ihrer Aehnlichkeit mit verdickten Epidermisaussenwandungen besonders geeignet sind, die darunter liegenden grossen Korkblätter nach aussen zu abzugrenzen.

Active Trennungsphelloïde fand HÖHNEL bei *Abies excelsa, Araucaria excelsa, Pinus sylvestris, Taxus baccata, Larix europaea.* Sie bestehen fast immer aus mehrschichtigen, sehr dickwandigen Zellen, mit welchen die ganz dünnwandigen Korkzelllagen abwechseln.

IV. Die Entwickelungsgeschichte des Hautsystems.

Wenn wir die Beziehungen der verschiedenen Hautgewebe zu den drei Bildungsgeweben der Vegetationsspitze, dem Protoderm, dem Cambium und dem Grundparenchym ins Auge fassen, so gelangen wir zu dem Ergebniss, dass das Hautsystem direkt oder indirekt aus jedem dieser drei primären Bildungsgewebe hervorgehen könne.

Die Epidermis, mit welcher wir uns zunächst beschäftigen wollen, entsteht an oberirdischen Pflanzentheilen fast immer aus dem Protoderm, welches von HANSTEIN eben deshalb geradezu als »Dermatogen« bezeichnet wurde. Doch giebt es Fälle, in welchen eine anatomisch und physiologisch wohldifferenzirte Epidermis entwickelungsgeschichtlich dem Grundparenchym angehört. Dies gilt z. B. in ganz ausgezeichneter Weise für jene Epidermiszellen, welche die an manchen ausgewachsenen Aroideenblättern vorkommenden Löcher und Einbuchtungen begrenzen. In neuerer Zeit ist hierüber von FR. SCHWARZ[1]) eine auf das Blatt von *Philodendron pertusum* bezugnehmende Abhandlung erschienen, aus welcher hervorgeht, dass an den jungen, ca. 8 Millim. langen Blättern das noch undifferenzirte meristematische Blattgewebe an circumscripten, nicht näher bestimmten Stellen zwischen den Secundärnerven abstirbt und eine braune Färbung annimmt. Die ringsum an die austrocknenden Schuppen grenzenden Zellen werden tangential zum Schuppenrande wiederholt getheilt, so dass das Gewebe ein peridermartiges Aussehen erhält. Die äussersten Zellen des Lochrandes entwickeln sich dann zur »secundären Epidermis«, welche also in Form eines schmalen Streifens zwischen die primäre Epidermis der Blattober- und Unterseite eingeschaltet wird. Von SCHWARZ wird nun über den anatomischen Bau dieser secundären, aus dem

[1]) Ueber die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von *Philodendron pertusum* SCHOTT; Sitzungsberichte der Wiener Akademie. LXXVII. Bd. I. Abth. 1878.

Grundparenchym des Blattes hervorgegangenen Epidermis nichts Näheres mitgetheilt. Uns aber interessirt hier vor Allem, zu wissen, ob hier wirklich eine typisch gebaute Epidermis vorliegt. Ich habe deshalb bei *Monstera deliciosa*, welche gleichfalls durchlöcherte und eingebuchtete Blätter besitzt, die Epidermiszellen der Buchtenränder mit jenen des primären äussern Blattrandes verglichen und dabei das Hauptaugenmerk auf den feineren Bau der Aussenwandungen gelegt. Die Uebereinstimmung zwischen primären und secundären Epidermiszellen ist eine vollständige. Die Aussenwände der letzteren sind gleichfalls mit einer zarten Cuticula bekleidet, die darunter befindliche Cuticularschicht zeigt eine deutliche Schichtung und besitzt ein auch sonst so häufig vorkommendes, in die Seitenwände keilförmig einspringendes Leistennetz und zu innerst folgt dann noch eine dünne Celluloselage, so dass der Bau der Aussenwände als vollkommen typisch zu bezeichnen ist. Dabei sind auch die Dickenverhältnisse ihrer einzelnen Schichten in der primären und secundären Randepidermis genau dieselben. Die ganze Aussenwand ist ungefähr 6 Mikromillim. dick und etwas stärker als die Aussenwandung einer Epidermiszelle der Blattspreite. Die Innenwände der secundären Epidermiszellen bilden am Querschnitt betrachtet allerdings keine so regelmässige Zickzacklinie, als wie dies bei Phanerogamen sonst der Fall zu sein pflegt, allein die ungleiche Höhe der einzelnen Zellen erklärt sich begreiflicherweise aus ihrer späten Entstehung vollständig und ist ja für die anatomisch-physiologische, wie auch für die rein histologische Auffassung der Epidermiszellen ganz belanglos.

Auch die mehrschichtige Epidermis muss an dieser Stelle nochmals erwähnt werden. In vielen Fällen (z. B. bei den Piperaceen, Begoniaceen), geht dieselbe ausschliesslich aus dem Protoderm hervor, dessen Zellen sich wiederholt tangential theilen. In anderen, gleichfalls sehr zahlreichen Fällen dagegen (Palmen, Pandanen etc.) ist bloss die äusserste Zelllage protodermalen Ursprungs; die darunter liegenden farblosen Schichten gehen aus dem Grundparenchym hervor. Es wäre nun offenbar sehr gezwungen, wenn man dieses entwicklungsgeschichtlichen Unterschiedes halber das protodermale und das grundparenchymatische »Hypoderm«, wie man die farblosen, dünnwandigen Zelllagen der mehrschichtigen Epidermis auch nennt, auseinander halten wollte, da es sich doch um anatomisch und physiologisch ganz gleichwerthige Gewebe handelt[1]).

Das Periderm (beziehungsweise das Phellogen), geht niemals aus den Bildungsgeweben der Vegetationsspitze direkt hervor, da dieses Hautgewebe erst später nothwendig wird. Weil also das Phellogen als sogen. Folgemeristem gewöhnlich aus Dauergeweben hervorgeht (eine Ausnahme bildet das durch Theilungen im Pericambium entstehende Phellogen der Wurzeln) so zeigt dasselbe bloss eine indirekte Beziehung zu den drei primären Bildungsgeweben, welche eingehender auseinanderzusetzen hier zu weit führen würde. —

Drittes Kapitel.
Das mechanische System.

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für das Gedeihen, ja für die gesammte Existenz der Pflanze besteht in dem Vorhandensein von Einrichtungen, welche die Festigung aller ihrer Organe und ihres wechselseitigen Zusammenhanges zur Aufgabe haben. Je höher differenzirt die betreffende Pflanze ist, je vielgestaltiger

[1]) Vergl. auch Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane etc. pag. 148. Anmerk.

und zahlreicher ihre einzelnen Organe sind, desto leichter werden natürlich mechanische Eingriffe aller Art den Aufbau und die Gestaltung der Pflanze schädigen. Diese mechanischen Eingriffe äussern sich in verschiedener Weise; sie bewirken bei ungenügender Festigkeit ein Zerbrechen, Zerreissen, Zerdrückt- oder Zerquetschtwerden der betreffenden Pflanzentheile und gegen diese Beschädigungen hat sich die Pflanze zu schützen, indem sie ihre Organe je nach Bedürfniss, d. h. je nach der Art ihrer Inanspruchnahme bald biegungsfest (gegen Zerbrechen), bald zugfest (gegen Zerreissen), säulen- oder strebefest (gegen Einknicken), schubfest (gegen Abscheeren) oder druckfest ausbildet.

Einrichtungen zur Herstellung der nothwendigen Festigkeit bedarf jede Pflanze, die unscheinbare Fadenalge sowohl wie ein mächtiger Baumriese. Der Zellfaden der Alge muss gegen das Zerreissen und Einknicken geschützt sein und wenn wir die Algenrasen betrachten, welche in reissenden Gebirgswässern die Steine bedecken, so müssen wir uns sagen, dass an die Festigkeit ihrer zarten Zellfäden keine geringen Ansprüche gestellt werden. Wenn wir uns dann andererseits einen Repräsentanten unserer Laubwälder vor Augen halten, so werden uns bald die so verschiedenartigen Ansprüche klar, welche an die Festigkeit seiner Organe gestellt werden. Zunächst hat der Stamm das Gewicht der mächtigen Krone, ihrer Ast- und Laubmassen zu tragen: er muss nach Art einer Säule strebefest gebaut sein. Die schief oder horizontal abstehenden Aeste sind in gleicher Weise belastet und werden auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen. Besitzt der Baum an langen Stielen hängende Früchte, wie z. B. die Platane, so werden die ersteren auf Zugfestigkeit beansprucht. Wenn dann ein Sturm weht, erhöhen und vervielfältigen sich die Ansprüche. Der Stamm und die Aeste müssen biegungsfest sein, um nicht zu zerbrechen. Die Blätter würden vom Sturm zerfetzt werden, wenn sie nicht schubfest gebaut wären und wenn nicht ihre Ränder noch besondere Schutzeinrichtungen gegen das Einreissen besässen. Und indem der Sturm den ganzen Baum zu entwurzeln trachtet, erstreckt sich die Inanspruchnahme der Festigkeit auch auf das gesammte Wurzelsystem, dessen einzelne Theile ihre Zugfestigkeit erproben müssen, in ganz ähnlicher Weise wie die Ankertaue eines im Hafen vom Sturm gepeitschten Schiffes.

So wie die festen Zellwandungen der Pflanze ihre eigenartige Gestaltbildung, die Differenzirung der Organe überhaupt erst möglich machen, da ohne Cellulosematerial die gestaltbildende Thätigkeit der an sich formlosen Plasmaindividuen ganz erfolglos wäre, ebenso ermöglichen die Zellwandungen zugleich die Erhaltung jener Eigengestalt der Pflanze und ihrer Organe, indem sie die hierzu erforderliche Festigkeit herstellen. Zu diesem Zwecke werden von der Pflanze verdickte sowie unverdickte Zellwandungen verwendet. Dünne Zellwände vermögen freilich an sich keine nennenswerthe Festigkeit zu erzielen. Sie erlangen erst dann eine mechanische Bedeutung, wenn sie durch den hydrostatischen Druck des Zellsaftes gespannt und in Folge dessen straff werden: der Turgor muss hinreichend gross sein. Es handelt sich hier um dieselbe Erscheinung, welche uns ein schlaffer dünnwandiger Kautschukschlauch zeigt, wenn Luft oder Wasser in denselben hineingepresst wird; der Schlauch ist nunmehr viel straffer, weniger leicht biegsam geworden. Jede krautige Pflanze, welche im welken Zustande ihre Laubblätter hängen lässt, lehrt uns, dass im frischen, turgescenten Zustande die Festigkeit der dünnwandigen aber durch den Turgor gespannten Zellen ausreicht, um das Gewicht der im welken Zustande abwärts hängenden Organe zu überwinden, und dieselben in jenen Lagen zu erhalten, welche sie ihrer Function ge-

mäss einnehmen sollen. Die durch gesteigerte Turgorkraft erzielte Straffheit der Gewebe und Organe machen dieselben zuweilen auch noch zu anderen mechanischen Leistungen tauglich, welche noch augenfälliger sind, als die Ueberwindung des eigenen Gewichtes. So durchbrechen die nutirenden Sprossenden der Keimpflanzen den Boden mit einem nicht unbeträchtlichen Kraftaufwande; die hierzu erforderliche Strebefestigkeit ist auf den hohen Turgor zurückzuführen, welcher in den parenchymatischen Geweben der Keimpflanzen gewöhnlich herrscht. Bei den Gräsern ist hierzu sogar ein eigenes Organ vorhanden, die meissel- oder keilförmige »Keimblatt-Scheide«, deren Hauptfunction in der Durchbrechung des Bodens besteht; nichtsdestoweniger weist das ganze Organ nicht eine einzige Zelle auf, welche als »specifisch-mechanische« Zelle in dem später zu erörternden Sinne aufzufassen wäre; der Turgor ersetzt hier vollkommen das fehlende mechanische System. —

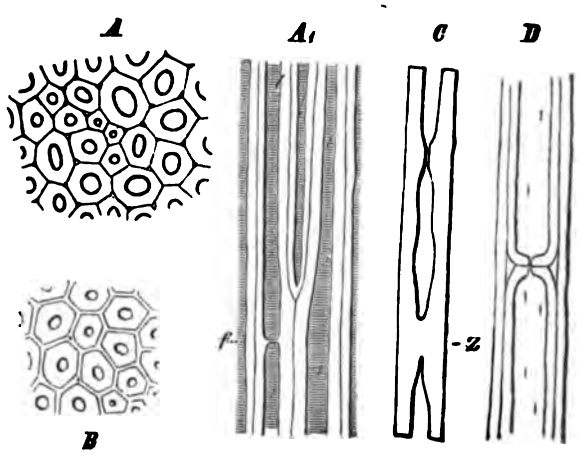
Es ist leicht einzusehen, dass die mittelst dünnwandiger Zellen unter Mitwirkung des Turgors erzielte Festigkeit von äusseren Einflüssen, namentlich von der Boden- und Luftfeuchtigkeit viel zu sehr abhängig ist, um grösseren Pflanzen eine dauernde Festigkeit zu verleihen. Gerade zu jener Zeit, in welcher die Biegungsfestigkeit der oberirdischen Organe am meisten in Anspruch genommen wird, während eines länger andauernden Windes, sinkt in Folge der erhöhten Transpiration der Turgor der Gewebe und hiermit auch die durch ihn bedingte Festigkeit. Die Pflanze muss daher mit verlässlicheren Einrichtungen ausgestattet sein, um sich die für ihre Existenz nothwendige Festigkeit dauernd zu erhalten. Dies ist nur möglich, indem das Princip der Arbeitstheilung Platz greift und ganz bestimmten Geweben die Herstellung der erforderlichen Festigkeit überträgt. Diese Gewebe werden in mehr oder minder hervorragender Weise diesem speciellen Zwecke angepasst sein und es wird sich diese Anpassung nicht nur in einer beträchtlichen Verdickung der Zellwandungen d. i. in quantitativer Hinsicht äussern, sondern auch in Bezug auf die Qualität des in Form von Zellwänden auftretenden festen Baumateriales, dessen physikalische Eigenschaften sich von jenen der gewöhnlichen Cellulosewände im Sinne einer besseren Eignung zu mechanischen Zwecken vortheilhaft unterscheiden werden. So kommt es zur Ausbildung von »specifisch-mechanischen« Zellen und Geweben, mit deren Bau und Anordnung wir uns im Folgenden zu beschäftigen haben.

I. Die mechanischen Zellen.

A. Morphologie der mechanischen Zellen.

1. Bastzellen. Der Begriff des »Bastes« ist bedeutend älter als die pflanzliche Gewebelehre. Seit altersher bezeichnet man mit diesem Ausdrucke, welcher etymologisch mit »Binden«, »Band« zusammenhängt, die zum Binden verwendbaren, geschmeidigen Theile der Rinde verschiedener Baumarten. So deutet schon die Bezeichnung, in ihrem ursprünglichen Sinne wenigstens, auf die hervorragenden mechanischen Eigenschaften dieses Gewebes hin, welches unter allen mechanischen Gewebearten als das häufigste und wichtigste zu betrachten ist. Von Sachs, de Bary, Russow, u. A. wird das Bastgewebe als »Sklerenchym« bezeichnet; seine Elemente werden »Sklerenchymfasern« genannt. Aus historischen und sachlichen Gründen schliessen wir uns aber dieser Terminologie nicht an, sondern fassen unter den Begriff des »Sklerenchyms« die stark verdickten und verholzten parenchymatischen Elemente der Rinde und anderer Gewebe zusammen.

Die Bastzellen gehören zu den prosenchymatischen Zellformen; sie besitzen eine langgestreckte spindelförmige Gestalt mit pfriemenförmig zugespitzten Enden. Es kommt diese Form dadurch zu Stande, dass die in den allerersten Entwickelungsstadien noch mehr oder weniger rechtwinkeligen Querwände in Folge specifischer Wachsthumseigenthümlichkeiten eine immer schiefer werdende Lage annehmen, wodurch sich jede einzelne Bastzelle zwischen ihre Nachbarzellen gleichsam einkeilt. In gewissen Fällen wird dieses Einkeilen noch verstärkt durch ein selbstständiges Spitzenwachsthum der sich entwickelnden Zellen, wie ein solches bereits von UNGER vermuthet und von mir für *Vinca major* ziffermässig nachgewiesen wurde.[1]) Dass auf diese Weise die wechselseitige Verbindung der Bastzellen in Folge der Vergrösserung ihrer Berührungsflächen zu einer sehr festen wird, liegt auf der Hand, und in dieser Herstellung eines möglichst festen Verbandes der einzelnen Gewebselemente liegt die physiologische, d. h. mechanische Bedeutung der prosenchymatischen Zuspitzung der Zellen. Es werden derart auch die Querwände, welche sonst mechanisch kaum wirksam wären, zu einer Leistung, im Interesse der Festigkeit des Pflanzentheiles herangezogen. Wenn nun die Bastzellen schon an und für sich von beträchtlicher Länge sind, so kann zuweilen die Zuspitzung, d. h. die Schiefstellung der Querwände, als mechanisch überflüssig unterbleiben; so habe ich z. B. im Blüthenschafte der meisten *Allium*-Arten[2]) Bastzellen gefunden, die bei einer Länge von 4—5 Millim. ganz stumpfe Zellenden mit rechtwinkelig gestellten Querwänden besitzen.



(B. 261.) Fig. 2.

Bastzellen im Quer- und Längsschnitt. A Bastzellen aus einem Zweige des Fruchtstandes der Dattelpalme im Querschnitt; A_1 dieselben im Längsschnitt; in der Mitte das zugespitzte Ende einer Bastzelle, bei f eine dünne Querwand; die Zelllumina sind schraffirt. B Bastzellen aus der Rinde eines Zweiges von *Buxus sempervirens* im Querschnitt; zwischen den Zellen die ziemlich breiten Mittellamellen (Intercellularsubstanz). C Bastzelle von *Urena sinuata* mit ungleichmässig verdickten Wandungen, bei Z ist das Lumen ganz verschwunden (nach WIESNER). D stumpfe Bastzellen aus dem Blüthenschafte von *Allium multibulbosum*.

Die Länge der Bastzellen schwankt innerhalb weiter Grenzen. Im Allgemeinen lässt sich kaum mehr sagen, als dass eine starke Streckung der Organe auch ein gesteigertes Längenwachsthum der Bastzellen zur Folge hat, während ein frühes Aufhören der Streckung auch das Wachsthum der mechanischen Elemente beeinträchtigen muss. Im Uebrigen gehört die Länge der Zellen mit zu den specifischen Eigenschaften der betreffenden Pflanzenart. Am gewöhnlichsten sind Bastzellen in der Länge von 1—2 Millim. In der nachstehenden Zusammenstellung sind die Längen und Breitendimensionen der Bastzellen einiger Pflanzenarten mitgetheilt.

---

1) Vergl. G. HABERLANDT, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems. pag. 49.
2) l. c. pag. 35.

	Länge.	Grösste Breite.
Lindenbast	0,875—1,25 Millim.	0,031—0,25 Millim.
Yute-Bast (*Corchorus* spec.).	0,8—4,1 „	0,016 „
Leinbast	20—40 „	0,15—0,17 „
Hanfbast	10 Millim. u. darüber	0,15—0,28 „
Nesselbast (*Urtica dioica*) bis	77 Millim.	—
Bast von *Boehmeria nivea* bis	220 „	0,04—0,08 „

Unter den Bastzellen finden sich demnach die längsten Zellen des Pflanzenreiches vor.

Die Wandungen der Bastzellen sind stets mehr oder weniger stark verdickt, und zwar, wenn man von wenigen Ausnahmen absieht, ringsum in gleichmässiger Weise. Das Lumen ist in Folge dessen oft sehr verengert; bei den Bastzellen der *Corchorus*-Arten verschwindet es sogar stellenweise gänzlich[1]). Die Verdickungsmassen erscheinen unter dem Mikroskope meist sehr hell, nicht selten concentrisch geschichtet. Bei den Apocyneen u. Asclepiadeen lässt sich auch Streifung der Membranen beobachten. Sehr charakteristisch für die typischen Bastzellen sind die spaltenförmigen Porenkanäle, welche die Wandungen in longitudinaler oder schiefer Stellung durchsetzen. Am häufigsten sind die schief gestellten Poren, deren Stellung mit seltenen Ausnahmen einer linksläufigen Schraubenlinie entspricht. Diese Stellungsrichtung der Poren ist deshalb von Bedeutung, weil aus derselben die Richtung der Molekularreihen erschlossen werden kann. Verschiedene Thatsachen sprechen nämlich dafür, dass man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen, die Micellen, reihenweise verwachsen zu denken hat, so dass sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen[2]). Die Wandungen einer Bastzelle mit schiefgestellten Poren bestünden demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Kanale, dem Zelllumen, durchzogenen Bündel solcher feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordirung der Faserbündel des Taues die Festigkeit desselben erhöht, dürfte auch der schraubenlinige Verlauf der Molekularreihen in den Bastzellwänden mechanisch vortheilhaft sein.

Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit der Wandungen ist zu erwähnen, dass dieselben gewöhnlich aus ziemlich unveränderter Cellulose bestehen, wie aus der Blaufärbung durch Jod und Schwefelsäure hervorgeht. Eine Verholzung der Wandungen kommt wohl vor, allein stets nur in geringem Maasse, so dass die Geschmeidigkeit der Wände, ein Charakteristikon des typischen Bastes, nicht verloren geht. —

Eine Zelle mit mehr oder weniger stark verdickten Wandungen, welche den osmotischen Verkehr mit den Nachbarzellen stark beeinträchtigt, wird in ernährungs-physiologischer Hinsicht stets übel daran sein. Der lebende Plasmakörper der Zelle wird leicht zu Grunde gehen, verschrumpfen und eintrocknen. An seiner und des Zellsaftes Stelle erfüllt dann Luft das Lumen der Zelle, welche nunmehr als abgestorben zu betrachten ist. In der That ist dies das Schicksal der meisten Bastzellen, wenn auch das Eindringen von Luft in dieselben erst nach vollendetem Längen- und Dickenwachsthum der Zellen und Zellwände stattfindet, zu einer Zeit also, von der an die Erhaltung und Ernährung der chloro-

[1]) Vergl. J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, pag. 399.
[2]) Vergl. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung. 1879. pag. 126.

phyllosen Plasmaindividuen für die Pflanzen nicht bloss überflüssig, sondern gradezu eine Stoffvergeudung wäre. Uebrigens kommt es nicht selten vor, dass die Bastzellen zeitlebens Saft führen, in welchem Falle auch der resistente Zellkern noch lange als letzter Rest des Plasmaleibes der Zelle erhalten bleibt. Hierher gehören die Bastzellen der verschiedenen *Geranium*- und *Pelargonium*-Arten, Liliaceen etc. Bei dieser Gelegenheit sei auch auf die Beobachtungen TREUB's[1]) hingewiesen, welcher in den jungen Bastzellen einiger Pflanzen das Vorhandensein zahlreicher Kerne constatirte. Im Anschlusse hieran möge das nicht seltene Vorkommen gefächerter Bastzellen erwähnt werden: Mehrere zarte Querwände theilen die Bastfaser in einzelne Fächer, deren jedes entwicklungsgeschichtlich eine Zelle repräsentirt. Eine derartig »gefächerte Bastzelle« ist also morphologisch als eine Zellreihe oder ein Zellfaden aufzufassen. —

Ueberblicken wir zum Schlusse nochmals die charakteristischen Merkmale der typischen Bastzellen, so können wir als solche 1. ihre prosenchymatische Gestalt 2. die grössere oder geringere Zellwandverdickung und 3. die longitudinale oder linksläufig-spiralige Anordnung der Micellen bezeichnen.

2. Libriformzellen. Die Unterscheidung zwischen Bast- und Libriformzellen gründet sich nicht so sehr auf thatsächlich vorhandene morphologische Unterschiede, sie leitet ihre Berechtigung vielmehr in erster Linie von der topographischen Lagerung ab. Es ist nämlich seit SANIO, welcher den Begriff der Libriforms, der »bastfaserähnlichen Zellen« aufgestellt hat, allgemein üblich, die Bastzellen oder wenn man lieber will, die bastähnlichen Zellen des Holzes der Dicotylen mit dem obigen Ausdruck zu bezeichnen. Allgemeiner und wohl auch richtiger gesagt, pflegt man alle innerhalb des Verdickungsringes auftretenden mechanischen Zellen als Libriformzellen den ausserhalb des Verdickungsringes gelegenen »echten Bastzellen« gegenüber zu stellen. Es ist einleuchtend, dass die Aufstellung des Verdickungsringes als Grenzzone zwischen verschiedenen Zellformen eine ganz willkürliche, weil ausschliesslich auf topographischer Grundlage beruhende ist. Für die physiologische Function, d. i. in unserem Falle die mechanische Bedeutung einer bestimmten Zellform ist es an sich ganz gleichgiltig, ob die betreffenden Elemente innerhalb oder ausserhalb des Verdickungsringes gelegen sind.[2])

Die Libriformzellen (auch Holzzellen oder Holzfasern, von DE BARY Sklerenchymfasern des Holzes genannt) stimmen, wie schon oben erwähnt wurde in allen wesentlichen Merkmalen mit den Bastzellen überein; ihre Gestalt ist prosenchymatisch, die Wandungen sind verdickt, die spaltenförmigen Poren schief linksläufig. Dass sie an Länge hinter den Bastzellen gewöhnlich zurückstehen, indem sie durchschnittlich bloss 0,5—1,5 Millim. lang werden, ist ein bloss nebensächlicher Unterschied. Grösseres Gewicht könnte man dagegen auf den Umstand legen, dass die Wandungen der Libriformzellen in der Regel mehr oder weniger stark verholzt sind. Allein da diese Eigenschaft in keiner directen Beziehung zur mechanischen Hauptfunction steht, sondern durch die Nebenfunction der Wasserleitung bedingt wird, so ist sie von unserem Standpunkte aus als ziemlich belanglos anzusehen. Erwähnenswerth ist noch, dass nicht selten die innerste Schicht der Wandung unverholzt und von weicher, knorpelig-gelatinöser Beschaffenheit ist. Das Vorkommen dieser Gallertschicht, deren physiologische Bedeutung noch ganz räthselhaft ist, wurde von SANIO bei zahlreichen Legumi-

[1]) Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. Compt. rend. 89, pag. 494.
[2]) Vergl. SCHWENDENER, Mechanisches Princip. pag. 6, 7.

nosen, bei *Ulmus suberosa, Celtis australis, Morus alba, Corylus avellana, Betula alba* und vielen anderen Holzgewächsen beobachtet.

3. Collenchymzellen. Während die Bast- und Libriformzellen ihrer Aufgabe, die Festigkeit ausgewachsener Pflanzentheile herzustellen, in sehr vollständiger Weise Genüge leisten, wären dieselben in jungen, streckungsfähigen Organen durchaus nicht am Platze. Man darf eben nicht ausser Acht lassen, dass die vollkommen ausgebildeten Bastzellen nur mehr aus todten Zellhautgerüsten bestehen, welchen selbstverständlich jedes weitere Wachsthumsvermögen vollständig abgeht. Wir brauchen uns bloss ein junges, im Längenwachsthum begriffenes Organ mit Strängen aus Bastzellen ausgestattet zu denken, um alsbald das Irrationelle einer solchen Combination einzusehen. Es könnte in diesem Falle nur zweierlei eintreten; entweder wäre der Bast zugfest genug, um ein ausgiebiges Wachsthum des Organs gradezu unmöglich zu machen; oder die Baststränge würden reissen und so zu jeder ferneren mechanischen Leistung untauglich werden. In Streckung begriffene Organe benötigen daher ein mechanisches Gewebe, welches selbst noch streckungs- d. h. wachsthumsfähig ist. Dieses Gewebe ist das Collenchym[1]), mit dessen Elementen wir uns hier zu beschäftigen haben.

Ihrer Gestalt nach kann man prosenchymatische und parenchymatische Collenchymzellen unterscheiden, zwischen welchen es übrigens alle Uebergänge giebt. Bloss die ersteren sind zu den mechanischen Zellen zu rechnen; dieselben erreichen eine beträchtliche Länge (bis zu 2 Millim.), sind sowie die Bastzellen häufig gefächert und besitzen meistens spaltenförmige, longitudinal gestellte Poren.

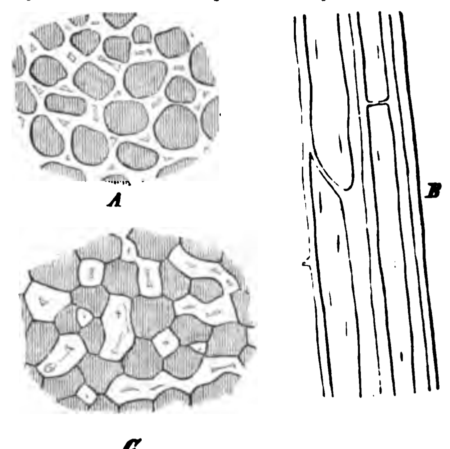


Fig. 3. (B. 262.)
A **Collenchym** aus dem Blattstiele von *Tragopogon crocifolius* im Querschnitt, V. 260; B dasselbe im Längsschnitt, V. 300; C Collenchym aus einer Hauptkante des Stammes von *Leonurus Cardiaca* im Querschnitt, V. 300 (nach AMBRONN). Bei A und C sind die Zelllumina schraffirt.

Die Collenchymzellen zeichnen sich durch eine ganz charakterische Verdickungsweise ihrer Wandungen aus. Die Verdickung ist nämlich keine ringsum gleichmässige, sie beschränkt sich vielmehr ausschliesslich auf die Zellkanten, oder ist doch hier viel auffälliger als an den übrigen Zellwandpartien. Diese Eigenthümlichkeit steht in engster Beziehung zur Function des Collenchyms als mechanisches Gewebe der im Wachsthum begriffenen Pflanzentheile. Dadurch, dass zwischen den verdickten Wandpartien ganz unverdickte oder nur schwach verdickte Membranstreifen sich befinden, wird nämlich ein doppelter Vortheil erreicht. Erstens bedingt diese Bauart eine grössere Elastizität des ganzen Gewebes, indem die einzelnen Fasern nicht unverrückbar mit einander verbunden sind; ein mechanischer Vortheil, welcher sich namentlich beim Dickenwachsthum des betreffenden Organes geltend macht. Die unverdickten Membranstreifen erleichtern aber ausserdem noch den osmotischen Verkehr zwischen den einzelnen

[1]) Den Ausdruck Collenchym wandte zuerst LINK auf die ungleich verdickten gallertigen Wandungen der Pollenmutterzellen an.

Zellen, ein Umstand, der seinerseits wieder die Ernährung der einzelnen Zellen, die Zufuhr neuen Baumaterials in hohem Grade erleichtert. Die Collenchymzellen sind nämlich im Gegensatze zu den Bastfasern lebende Zellen, sie besitzen wahrscheinlich zeitlebens einen intacten Plasmaschlauch[1]), der eine nothwendige Voraussetzung ihres Wachsthumsvermögens bildet. Die Collenchymzellen führen auch fast immer Chlorophyll, wenn auch nur in geringer Menge, sodass sie wenigstens einen Theil der zum Wachsthum nothwendigen Baustoffe selbst erzeugen können.

Es erübrigt jetzt noch, einige Angaben über die Eigenschaften jener Modification der Cellulose zu machen, aus welcher die verdickten Collenchymzellwandungen bestehen. Es liegen hierüber genaue Untersuchungen von AMBRONN vor, dem wir überhaupt zahlreiche interessante Mittheilungen über das Collenchym verdanken. Sämmtliche von AMBRONN untersuchten Collenchymzellwände färben sich bei Anwendung von Chlorzinkjodlösung oder Jod und Schwefelsäure hellblau; sie stehen also hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit der sogen. reinen Cellulose viel näher als die Bastzellwandungen. Die vielfach behauptete starke Quellbarkeit der Zellmembranen des Collenchyms in Wasser ist wie AMBRONN überzeugend nachwies, gar nicht vorhanden. Durch Wasserentziehung konnte niemals eine stärkere Verkürzung der Zellen als um $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ Proc. der Gesammtlänge erzielt werden.

4. Sklerenchymzellen. Mit diesem von METTENIUS herrührenden Ausdrucke wollen wir jene nicht prosenchymatischen, dickwandigen Zellen bezeichnen, deren mechanische Bedeutung zwar in vielen Fällen zweifellos, in andern Fällen aber noch sehr problematisch ist. Hierher gehören z. B. die isodiametrischen, selten stabförmigen »Steinzellen« mit ihren stark verdickten, verholzten und von zahlreichen Porenkanälen durchsetzten Wandungen. Wo dieselben das steinharte Gewebe der Pericarpien oder einzelner Schichten derselben zusammensetzen, liegt ihre mechanische Bedeutung auf der Hand. Wenn man aber kleine oder grössere Gruppen solcher Steinzellen in regelloser Anordnung und ohne wechselseitigen Zusammenhang in den fleischigen Wurzelknollen von *Paeonia, Dahlia*, im Fruchtfleische der Birnen[2]) und anderer Pomaceen, im Marke von *Hoya carnosa* beobachtet, dann käme man in Verlegenheit, sobald man über die mechanische Bedeutung dieser Zellnester eine begründete Vermuthung aussprechen sollte. Denn aus der blossen Membranverdickung, mag dieselbe auch noch so stark sein, darf man nicht ohne weiteres auf eine mechanische Function der betreffenden Zelle schliessen. Es lehrt uns dies in sehr eindringlicher Weise das Endosperm der Dattel und verschiedener anderer Palmen, in welchen die stark verdickten Zellwandungen einen Reservestoff vorstellen, der bei der Keimung gelöst und den wachsenden Organen der Keimpflanze zugeführt wird. —

Die Bastzellen, Libriform- und Collenchymzellen werden von SCHWENDENER als »specifisch-mechanische« Zellen bezeichnet. Zu den mechanischen Zellen

[1]) Vergl. H. AMBRONN, Ueber die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XII. 1881. Separatabdruck, pag. 44.

[2]) Von H. POTONIÉ sind die Steinkörperchen im Fruchtfleische der Birnen und der Pomaceen überhaupt (Kosmos, VIII. Bd. pag. 33 ff.) in ansprechender Weise für Rudimente einer bei den Stammeltern vorhanden gewesenen Steinhülle erklärt worden, welche, so wie die Steinschale in den Früchten der Drupaceen, zum Schutze des Samens diente.

im weiteren Sinne des Wortes sind noch die Sklerenchymzellen zu rechnen, insoweit die mechanische Function derselben zweifellos ist. Die Gesammtheit der specifisch-mechanischen Zellen oder der »Stereiden« einer Pflanze bildet das mechanische Gewebesystem, das »Stereom« derselben, in welches die Sklerenchymzellen vorläufig noch nicht mit einbezogen sind; erst wenn auch für sie der Nachweis voll erbracht sein wird, dass ihr Bau sowol wie ihre Anordnung von mechanischen Principien beherrscht und geregelt werden, können wir diese Zellen gleichfalls dem mechanischen System beizählen.

B. Elasticität und Festigkeit der mechanischen Zellen.

Nachdem wir bereits in den vorstehenden morphologischen Auseinandersetzungen wiederholt Gelegenheit fanden, auf die Uebereinstimmung zwischen Bau und Function der mechanischen Zellen hinzuweisen, soll nunmehr in diesem Abschnitte ausführlich gezeigt werden, dass die mechanischen Zellen auch in Bezug auf die wichtigsten physikalischen Eigenschaften ihrer Membransubstanz den Anforderungen vollständig entsprechen, welche an sie als Elemente der Festigungseinrichtungen des Pflanzenkörpers gestellt werden. Die hier zu besprechenden Versuche über die Elasticität und Festigkeit der mechanischen Zellen sind zuerst von SCHWENDENER ausgeführt und in seinem grundlegenden Werke über diesen Gegenstand beschrieben worden. Dieser Forscher wendete sein Augenmerk hauptsächlich den Bastzellen zu. Später hat AMBRONN in seiner Abhandlung über das Collenchym die Festigkeits- und Elasticitätsverhältnisse der eben genannten Gewebeart einer eingehenden Besprechung unterzogen. Hierher gehörige Beobachtungen liegen ferner von TH. VON WEINZIERL [1]), FRIEDR. HABERLANDT u. A. vor.

Die von SCHWENDENER angewandte Versuchsmethode war ganz einfach.[2]) Aus Blättern oder bastreichen Stengeltheilen wurden Riemen von ca. 150 bis 400 Millim. Länge und etwa 2—5 Millim. Breite herausgeschnitten und am oberen Ende in den Schraubstock, am unteren in eine starke Pincette gespannt, welche zugleich zum Anhängen der Gewichte eingerichtet war. Mittelst ganz einfacher Vorrichtungen wurde die durch die Belastung bewirkte Verlängerung beziehungsweise die nach Wegnahme der Gewichte eintretende Verkürzung der Riemen bestimmt. Von den geprüften Riemen wurden Querschnitte angefertigt, mit Hülfe der *Camera lucida* bei angemessener Vergrösserung skizzirt, und sodann die Querschnittsfläche der widerstandsfähigen Elemente auf der Skizze gemessen. Unter den zahlreichen von SCHWENDENER mitgetheilten Beispielen theile ich hier eines (das zehnte), um die Untersuchungsmethode zu verdeutlichen, mit den Worten des Verfassers mit:

»Riemen aus dem peripherischen Bastring des Blattstiels von *Cibotium Schiedei*, 2,6 Millim. breit und 0,66 Millim. dick. Verlängert sich bei 15 Kilo Belastung um nahezu 1 Procent. Derselbe Riemen trägt noch 15 Kilo, nachdem er auf 1,6 Millim. Breite verschmälert worden. Auf 1,25 Millim. Breite reducirt, widersteht er dem nämlichen Zuge noch etwa 2 Sekunden und reisst dann. Nehmen wir 1,5 Millim. Breite als zulässig an, so beträgt der Querschnitt des Riemens = 1 Quadratmillim., nach Abzug der Zellhöhlungen beträchtlich weniger. Die

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss von der Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. LXXVI Bd. I. Abth. 1877.

[2]) Mechanisches Princip, pag. 9. Ich folge hier zum Theile wörtlich den Angaben SCHWENDENER'S.

Tragkraft kann demnach immerhin auf 18—20 Kilo per Quadratmillim. veranschlagt werden.«

In ähnlicher Weise bestimmte AMBRONN die Festigkeits- und Elasticitätsverhältnisse des Collenchyms.

In der nachstehenden Tabelle stelle ich zunächst eine Reihe der von SCHWENDENER ermittelten Daten zusammen und nehme in dieselbe des Vergleiches halber auch einige auf Metalle bezügliche Angaben auf. Diese letzteren hat bereits SCHWENDENER in seinem »mechanischen Principe« zum Abdrucke gebracht; sie sind der 5. Aufl. von WEISBACH's Ingenieur- und Maschinenmechanik entnommen.

Name.	Verlängerung auf 1000 Längeneinheiten.	Tragvermögen per Quadratmillim. in Kilo.	Elasticitätsmodul [1]).
Dianthus capitatus	7,5	14,3	1910
Secale cereale	4,4	15—20	3450
Lilium auratum	7,6	19	2500
Phormium tenax	15,2	20	1310
Molinia coerulea	11	22	2000
Pincenectia recurvata	14,5	25	1720
Kupferdraht	1,00	12,1	12100
Messingdraht	1,35	13,3	9870
Schmiedeeisen in Drähten . .	1,00	21,9	21900
Deutscher Stahl, gehämmert und angelassen	1,20	24,6	20500

Aus der Vergleichung dieser Zahlen ergeben sich ebenso interessante als überraschende Ergebnisse. Das Tragvermögen des Bastes (bei der Elasticitätsgrenze) ist auffallend gross; es variirt pro Quadratmillim. Querschnittsfläche gewöhnlich zwischen 15 und 20 Kilo und kommt also dem Tragvermögen des Schmiedeeisens gleich; der Bast von *Pincenectia recurvata* ist in genannter Hinsicht sogar dem Stahl ebenbürtig. Dabei unterscheidet sich aber der Bast durch zwei wichtige Merkmale von den Metallen: 1. durch eine weitaus grössere Dehnbarkeit, indem seine Verlängerung bei der Elasticitätsgrenze ca. 10—15 Längeneinheiten auf 1000 beträgt, während dieselbe bei den Metallen im Durchschnitt kaum eine Längeneinheit erreicht. 2. Durch die geringe Differenz zwischen Tragmodul und Festigkeitsmodul, welche sich darin äussert, dass wenn jene Zugkräfte, die bloss eine Verlängerung bis zur Elasticitätsgrenze bewirken nur um ein Weniges grösser werden, dass sofortige Zerreissen eintritt. Bei den Metallen ist diese Differenz viel grösser; so beträgt z. B. beim Schmiedeeisen in Stäben das Festigkeitsmodul ziemlich genau das Dreifache des Tragmoduls. SCHWENDENER bemerkt hierzu Folgendes: »Die Natur hat offenbar ihre ganze Sorgfalt auf das Tragvermögen verwendet. Und mit Recht, denn das Festigkeitsmodul kommt bei Constructionen thatsächlich gar nicht in Betracht, da jede Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze durchaus unstatthaft ist.«

Was nun das Collenchym betrifft, so ergab sich aus den Versuchen AMBRONNS, dass seine absolute Festigkeit derjenigen des echten Bastes nur wenig nachsteht; es reisst durchschnittlich erst bei einer Belastung von 10—12 Kilo pro Quadratmillim. Dagegen unterscheidet sich das Collenchym vom Baste in sch.

[1]) Elasticitätsmodul = $\frac{\text{Tragvermögen} \times \text{Länge}}{\text{Verlängerung}}$.

wesentlicher Weise dadurch, dass seine Elasticitätsgrenze weitaus niedriger liegt, indem schon eine Belastung von 1,5—2 Kilo pro Quadratmillim. zu einer bleibenden Verlängerung führt. Diese physikalische Eigenthümlichkeit der Collenchymzellwandungen ist für die speciellen Aufgaben dieses Gewebes von grösster Bedeutung. Nur auf diese Weise wird dasselbe in den Stand gesetzt, »beim intercalaren Aufbau als Stütze zu dienen, ohne dabei dem Längenwachsthum hinderlich zu sein.«

Die hier mitgetheilten Angaben beziehen sich durchaus nur auf solche Bast- oder Collenchymstränge, welche direkt der lebenden Pflanze entnommen waren, also einen bestimmten normalen Wassergehalt besassen. Das Austrocknen des betreffenden Gewebes verändert begreiflicher Weise seine Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse[1]), doch kann hier auf diese Veränderungen ihres geringen physiologischen Interesses halber nicht eingegangen werden.

Von grösserer Bedeutung ist dagegen die Frage, in welcher Weise die mechanischen Eigenschaften des Bastes und Collenchyms von den äusseren Vegetationsverhältnissen, der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, der Luft- und Bodenfeuchtigkeit, der grösseren oder geringeren Beleuchtung und Wärme etc. abhängig sind. Man hat in dieser Hinsicht bisher nur sehr wenige exacte Versuche angestellt. — So harrt z. B. noch immer die schon wiederholt aufgeworfene Frage ihrer Erledigung, ob die Einlagerung des Siliciums in die Zellwandungen deren Festigkeitsverhältnisse in bemerkenswerther Weise beeinflusst oder nicht. Wenn auch das sogen. Lagern des Getreides nicht durch geringeren Kieselsäuregehalt verursacht wird, wie man früher meinte, so können doch nur Culturversuche in entsprechend zusammengesetzten Nährstofflösungen, welchen dann Versuche über die Festigkeit der darin erzogenen Pflanzen zu folgen hätten, in dieser Frage von entscheidender Bedeutung sein. — Hinsichtlich des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit liegen Beobachtungen von FRIEDRICH HABERLANDT[2]) vor, denen zu Folge der günstige Einfluss der Bewässerung auf die Erhöhung der Festigkeit des Bastes nicht zu verkennen ist. Ein 2 Millim. breites Hanfbastband von einem nicht bewässerten Beete zerriss im Durchschnitt bei einer Belastung von 4,12 Kilo; ein solches von einer bewässerten Parzelle erst bei 5,48 Kilo. Allerdings blieb bei diesen Versuchen unentschieden, ob die durch Bewässerung erhöhte Festigkeit der Bastbänder auf eine Vergrösserung ihrer Querschnittsfläche d. h. auf eine grössere Dicke der Bänder oder auf eine Erhöhung der Festigkeit der Zellwandungen zurückzuführen ist; mit anderen Worten ob durch die Bewässerung die quantitative oder qualitative Ausbildung des mechanischen Systems günstig beeinflusst wurde.[3]) Darüber müssten also noch weitere Versuche Aufschluss geben, ebenso über den Einfluss der grösseren oder geringeren Beleuchtung, in welcher Hinsicht aus verschiedenen Thatsachen mit einiger Wahrscheinlichkeit zu folgern ist, dass Mangel an Licht die Festigkeit der Zellwandungen herabsetzt.

Von nicht geringem Interesse wären schliesslich experimentelle Untersuchungen über die Ausbildung des mechanischen Systems, wenn die betreffenden

---

[1]) Vergl. VON WEINZIERL, l. c. pag. 4—28 (des Separatabdrucks).

[2]) Versuche über die Tragfähigkeit und Elasticitäts der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen, Forschungen auf dem Gebiet der Agrikulturphysik. Herausg. v. E. WOLLNY. I. Bd. 5. Heft.

[3]) Aehnliches gilt auch für die gleichzeitig gemachte Beobachtung, dass die Bastbänder der männlichen Hanfpflanzen weniger tragfähig sind, als die der weiblichen Pflanzen; die ersteren rissen bei 4,11 Kilo, die letzteren bei 5,91 Kilo Belastung. l. c. pag. 6.

Organe während ihrer Entwickelung einem künstlichen Zuge oder Drucke ausgesetzt werden. Welche Unterschiede zeigt z. B. das mechanische System von zwei ganz gleichen, in einer Nährstofflösung wachsenden Wurzeln derselben Pflanze, von welcher die eine während ihres Wachsthums zeitweise durch eine entsprechende Belastung auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen wurde, die andere stets unbelastet blieb? Welchen Einfluss übt ein häufiges Biegen des *Juncus-* oder *Scirpus-*Halmes auf die Ausbildung seiner Baststränge? Aehnliche Fragen liessen sich noch vielfach aufstellen. Ihre Beantwortung müsste auf die Entwicklung des mechanischen Systems im Laufe der Entstehung der Pflanzenarten interessante Streiflichter werfen.

II. Die mechanischen Bauprincipien.

Wenn der Ingenieur den Plan einer Brücke entwirft oder der Architekt den Plan eines Dachstuhles, dann handelt es sich ihnen jedesmal darum, das zur Verfügung stehende Material möglichst auszunützen oder deutlicher gesagt, mit möglichst geringem Materialaufwande die grösstmögliche Festigkeit und Solidität der Construction zu erzielen. Zu diesem Behufe müssen die festen Constructionstheile in ganz bestimmter, von der theoretischen Mechanik vorgezeichneter Weise angeordnet sein. Genau derselben Aufgabe sieht sich die Natur bei der Herstellung der Festigkeit der Organismen gegenübergestellt. Auch hier soll mit möglichst geringem Materialaufwande die erforderliche Festigkeit hergestellt werden und dieselben Bauprincipien, nach welchen der Techniker arbeitet, sind deshalb auch für die organbildende Thätigkeit der Naturkräfte massgebend. Dieselben Constructionsprincipien, welche in einer den Strom überspannenden, elegant und kühn gebauten Eisenbahnbrücke verkörpert sind, kamen in vielleicht noch vollendeterer Weise bereits vor Hunderttausenden von Jahren in der Pflanzenwelt vergangener geologischer Perioden zum Ausdruck. Was der menschliche Scharfsinn zum grossen Theile auf mathematisch-deductive Weise ersonnen, das hat die Natur schon längst auf dem Wege des unendlich oft variirten und wiederholten Experimentes, vermittelst der Anpassung erfunden.

Wir wollen nun im Nachstehenden die wichtigsten mechanischen Bauprincipien, welche hier in Betracht kommen, näher kennen lernen.

A. Die Biegungsfestigkeit.

Wenn wir einen geraden Tragbalken, der an den Enden frei aufliegt, in der Mitte belasten, so wird er sich nach Massgabe seiner Belastung mehr oder weniger stark krümmen; er muss sich dabei auf seiner nach oben gekehrten Seite etwas verkürzen, auf der unteren entsprechend verlängern. Der Verkürzung entspricht eine Druckspannung, der Verlängerung eine Zugspannung und begreiflicherweise werden diese Spannungen an der oberen und unteren Grenzfläche ihr Maximum erreichen. Gegen die Mitte des Querschnittes zu nehmen die einander entgegengesetzten Spannungen ab und gehen hier durch Null in einander über. Diese der Spannung Null entsprechende Faserschicht heisst die neutrale Faser. Um also einen Balken möglichst biegungsfest zu construiren, wird man das zur Verfügung stehende Material dorthin verlegen, wo die Spannungen am grössten sind, d. i. an die obere und untere Grenzfläche. So erhalten wir einen oberen und einen unteren Constructionstheil des Balkens, die beiden sogen. Gurtungen, welche selbstverständlich mit einander fest verbunden sein müssen. Den diese Verbindung herstellenden Constructionstheil nennt man die Füllung und der

ganze derartig construirte Balken wird als Träger bezeichnet. Seine Querschnittsform wird im Allgemeinen ein I oder ein doppeltes T (I) darstellen, wobei die horizontalen Striche den Gurtungen entsprechen und der verticale Strich der Füllung (Fig. 4, A).

Das Tragvermögen des balkenförmigen Trägers wächst natürlich mit der Stärke der Gurtungen. Es nimmt aber auch mit dem gegenseitigen Abstand derselben zu, weil die aus der Belastung des Balkens resultirenden Zug- und Druckkräfte dem Abstande der Gurtungen umgekehrt proportional sind. Eine bedeutend leichtere Construction als die Gurtungen lassen die Verbindungsglieder zwischen denselben, die Theile der Füllung zu, weil sie begreiflicherweise geringeren Spannungen ausgesetzt sind. Bei Brückenträgern wird als Füllung gewöhnlich ein Gitterwerk oder Fachwerk angewendet und wenn der Träger aus zweierlei Material besteht, so wird natürlich das geringere Material zur Herstellung der Füllung verwerthet. Aus diesem letzteren Grunde bestehen in der Pflanze die Gurtungen stets aus mechanischen Zellen, die Füllungen dagegen aus Leitbündeln oder aus Parenchym.[1])

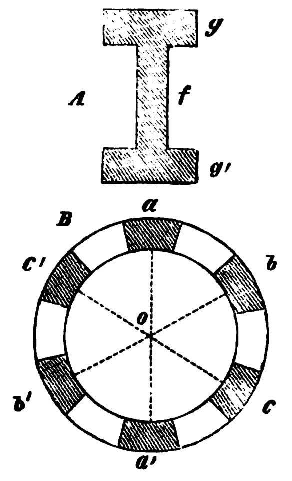


Fig. 4. (B. 263.)

Trägerquerschnitte. A ein I-förmiger Träger, g obere, g_1 untere Gurtung, f Füllung des Trägers. B zusammengesetzter Träger, aus drei I-förmigen combinirt; aa_1, bb_1, cc_1, die drei Gurtungspaare; durch o geht die gemeinschaftliche neutrale Achse.

Der I-förmige Träger ist bloss in einer Ebene biegungsfest. Wollen wir nun eine Construction herstellen, die in verschiedenen Ebenen, d. h. nach verschiedenen Richtungen senkrecht zur Achse biegungsfest ist, so müssen wir mehrere I-förmige Träger derart combiniren, dass sie die neutrale Achse miteinander gemein haben. In der nebenstehenden Fig. 4, B sind drei I-förmige Träger combinirt; aa', bb' und cc' sind die paarweise zusammenhängenden Gurtungen; die gestrichelten Linien würden den radialen Füllungen entsprechen, welche aber bei einer derartigen Combination von Trägern überflüssig werden, sobald die einzelnen Gurtungen unter sich durch tangentiale Verbände fest vereinigt sind. Denn nunmehr sind ja auch die zusammengehörigen Gurtungen wechselseitig so gut wie fest verbunden. Derartige Combinationen kommen im Pflanzenreiche überaus häufig vor. — Denken wir uns nun ferner die einzelnen Gurtungen so dicht nebeneinander im Kreise stehend, dass sie miteinander seitlich verschmelzen, so haben wir jetzt die cylindrische Röhre vor uns, welche im Pflanzenreiche gleichfalls eine sehr häufige Verwendung findet.[2])

Von den combinirten Gurtungen eines allseits biegungsfesten Trägers kann jede einzelne Gurtung abwechselnd auf Zug und Druck beansprucht werden. Damit nun bei eintretender Druckspannung die einzelnen Gurtungen nicht etwa seitlich ausbiegen oder einknicken, bevor die Elasticitätsgrenze erreicht wird, werden dieselben gleichfalls biegungsfest gebaut und erhalten eine ähnliche Querschnittsform wie der ganze Träger, so z. B. die Form eines liegenden Doppel-T (H) eines Kreuzes, eines Ringes etc. Auch diese rationelle Umge-

[1]) Vergl. SCHWENDENER. l. c. pag. 21.

[2]) Ziffermässige Belege für die grossen Unterschiede im Maass des Biegungsmomentes der vollen und der hohlen Träger finden sich bei SCHWENDENER. l. c. pag. 23.

staltung der einzelnen Gurtungen des Hauptträgers zu Trägern zweiter Ordnung sehen wir im Pflanzenreiche häufig durchgeführt.

Bei solchen Trägern darf die Wanddicke nicht zu gering sein, weil sonst die Querspannungen, welche bei der Belastung des Trägers auftreten, zu leicht ein Einknicken der dünnen Wandungen bewirken; diesem Einknicken geht stets eine Veränderung der Querschnittsform des Trägers voraus und schon dies soll aus naheliegenden Gründen möglichst vermieden werden. Die Wanddicke muss also annähernd im richtigen Verhältniss zum Durchmesser stehen. Schwendener veranschlagt des Minimum der zulässigen Wanddicke auf ungefähr $\frac{1}{7}$—$\frac{1}{8}$ des Durchmessers. Sind die Wände noch dünner, dann müssen besondere Aussteifungsvorrichtungen vorhanden sein, welche die Querschnittsform des Trägers sichern. Solche Aussteifungen werden wir in späteren Paragraphen näher kennen lernen.

B. Die Zugfestigkeit.

Da die Zugfestigkeit bloss von der Querschnittsgrösse der widerstandsfähigen Bestandtheile der Construction abhängt, so ist die Anordnung derselben theoretisch genommen gleichgiltig. Dabei werden aber ganz gleichmässig wirkende Zugkräfte vorausgesetzt und diese Voraussetzung wird um so schwerer zu erfüllen sein, je grösser die Querschnittsfläche ist, auf der sich die widerstandsfähigen Elemente zerstreuen. Es ist unschwer einzusehen, dass bei einer solchen Anordnung sehr leicht ungleichmässige Spannungen eintreten können, die unter Umständen zu einem Zerreissen einzelner Stränge führen, wodurch dann die Widerstandsfähigkeit der ganzen Construction Schaden leidet. Je dichter aber die isolirten zugfesten Elemente beisammen stehen, desto gleichmässiger wird ihre Inanspruchnahme sein und die Vereinigung derselben zu einer einzigen compacten, soliden Masse repräsentirt demnach die vortheilhafteste Anordnung der widerstandsfähigen Elemente in zugfesten Constructionen.

C. Die Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen longitudinalen Druck (Säulenfestigkeit). Wenn ein prismatischer oder cylindrischer Körper, dessen Längsachse bedeutend grösser ist als sein Querdurchmesser an einem Ende befestigt und am anderen Ende derart belastet wird, dass die Belastung in der Richtung der Längsachse wirksam ist, dann wird dieser Körper auf rückwirkende oder Säulenfestigkeit in Anspruch genommen. Die Mittellinie des Körpers kann aber nur dann ihre gerade Richtung behaupten, wenn die Belastung genau in der Richtung der Achse wirkt. Dieselbe wird unter dieser Voraussetzung in den einzelnen Punkten des Körpers gleiche Zusammendrückungen hervorrufen, die sich für jeden Querschnitt zu einer Gesammtpressung zusammensetzen. Die vorhin erwähnte Voraussetzung ist nun in der Natur kaum jemals realisirt. Durch irgend einen Umstand, sei es ein seitlicher Druck oder eine ungleiche Beschaffenheit des Körpers etc. findet leicht eine Biegung der Körperachse statt, welche durch die Last sofort vergrössert wird. Eine Säule muss also biegungsfest gebaut sein und es gelten somit für die Anordnung ihrer Constructionstheile dieselben mechanischen Bauprincipien, welche bereits oben besprochen wurden, als von der Herstellung der Biegungsfestigkeit die Rede war.

2. Festigkeit gegen radialen Druck. Wenn ein cylindrischer Körper einem radialen Drucke ausgesetzt ist, welchem er widerstehen soll, dann müssen offenbar seine widerstandsfähigen Elemente einen festen, peripherischen Mantel

bilden, um den Körper vor dem Zerdrücktwerden zu schützen. Wie wir später sehen werden, bedürfen unterirdische oder im Wasser lebende Pflanzentheile eines solchen Schutzes gegen den radial wirkenden Erd- oder Wasserdruck. Der gegen radialen Druck construirte Hohlcylinder darf übrigens mit dem Hohlcylinder der biegungsfesten Constructionen nicht verwechselt werden. Diesen letzteren kann man sich (vom rein mechanischen Standpunkte aus) durch seitliche Verschmelzung ursprünglich isolirter Gurtungen entstanden denken; nicht so aber den gegen radialen Druck construirten Hohlcylinder, welcher durch einen Kreis isolirter Gurtungen selbstverständlich nicht ersetzt werden kann.

Mit der vorstehenden Aufzählung haben wir zwar die im Pflanzenreiche zur Geltung kommenden mechanischen Bauprincipien noch nicht vollständig erschöpft, allein die wichtigsten und allgemein giltigen unter ihnen sind im Vorausgegangenen für unsere Zwecke hinreichend ausführlich besprochen worden. Uebrigens wird noch im folgenden Abschnitt auf einige minder wichtige Bauprincipien am entsprechenden Orte hingewiesen werden.

III. Die Anordnung der mechanischen Gewebe.

Die specielle Betrachtung des mechanischen Systems in den verschiedenen Pflanzenorganen, vor Allem den Stammtheilen, den Blättern und Wurzeln, wird uns nunmehr in deutlichster Weise zeigen, dass die Anordnung der mechanischen Gewebe genau jenen Bauprincipien entspricht, von welchen im vorigen Abschnitte die Rede war. Diese Uebereinstimmung ist in der That eine überraschende; wir begegnen hier den auffallendsten, in ihrer Zweckmässigkeit einleuchtendsten Anpassungen, weil auf keinem anderen Gebiete der physiologischen Function die physikalischen Grundlagen, worauf hin die Anpassung erfolgt, in gleicher Weise sicher gestellt und über jeden Zweifel erhaben sind.

Bevor wir nun zur Detailbetrachtung des mechanischen Systems übergehen, mögen hier vorerst einige allgemein-anatomische Bemerkungen über Bau und Anordnung der mechanischen Gewebe einen Platz finden.

Die specifisch-mechanischen Elemente, Bast- und Collenchymzellen, vereinigen sich fast immer zu Gewebemassen, welche ebenso wie das einzelne Element nach einer Richtung hin von besonderer Ausdehnung sind und demnach die Form von Strängen oder Bündeln annehmen. Dieselben durchziehen die zu festigenden Organe ganz unabhängig von morphologischen Gesetzen in solcher Anordnung, dass die ausschliessliche Herrschaft des mechanischen Princips fast niemals zu verkennen ist. Natürlich stellen sich dabei gewisse Beziehungen der mechanischen Stränge zu den übrigen anatomisch-physiologischen Gewebesystemen heraus, welche nicht ausser Acht zu lassen sind, wenn man Bau und Anordnung des mechanischen Systems vollkommen bis in's Detail verstehen will. Wir werden auf diese Beziehungen später nochmals zurückkommen. Doch muss schon an dieser Stelle auf die so häufige Vereintläufigkeit der Baststränge und Leitbündel hingewiesen werden, welche durch lange Zeit die Entdeckung des wahren Sachverhaltes verhindert hat. Indem sich das Bastbündel dem stoffleitenden Gewebestrange oft dicht anlegt, bildet es mit demselben gewissermassen eine morphologische Einheit, die man auch heute noch als Fibrovasalstrang zu bezeichnen pflegt. Auf dem Querschnitte desselben erscheint der Bast als halbmond- oder sichelförmiger Beleg des Leitbündels, welcher einfach oder doppelt sein kann

oder er umschliesst dasselbe ringsum in Form einer festen Scheide. Erst SCHWENDENER hat den Nachweis geliefert, dass in einem solchen Fibrovasalstrange der Bast nicht etwa einem morphologischen Gesetze zu Folge, sondern bloss aus physiologischen Opportunitätsgründen der Begleiter des Leitbündels ist. Dieses letztere besteht z. Th. aus sehr zartem Gewebe, es bedarf des Schutzes von Seiten eines festen, derben Gewebes und lehnt sich deshalb mit Vorliebe an die mechanischen Baststränge an. Ein im Querschnitte sichelförmiger Bastbeleg wirkt wie eine feste Schiene, in welchem das zarte Gewebe des Leitbündels wohl geborgen ist. Andererseits erweisen sich die Leitbündel, ihrer Strangnatur zu Folge, als dasjenige Gewebe, welches in vielen Fällen, namentlich bei kleineren Trägern, als die zweckentsprechendste Füllungsmasse zwischen den aus Bast bestehenden Gurtungen fungirt und so ergiebt sich hieraus ein weiterer Grund, welcher die Vereintläufigkeit von Bast- und Leitbündelgewebe als vortheilhaft erscheinen lässt. »Mit Rücksicht auf diese so häufige Lagerung des Leitbündels zwischen den Gurtungen der Träger oder im Inneren eines continuirlichen Bastringes, oder endlich im Libriformring der Dicotylen, wo dieselben gleichsam die Lücken und Spalten im mechanischen Gerüste ausfüllen«, — hat SCHWENDENER die Leit- oder Gefässbündel (oder bastlosen Fibrovasalstränge) als Mestom (d. i. Füllgewebe) bezeichnet, und wir wollen im Nachstehenden von dieser Bezeichnung überall dort Gebrauch machen, wo wir die Leitbündel in ihren Beziehungen zum mechanischen System zu schildern haben.

A. Herstellung der Biegungsfestigkeit.

Die Mehrzahl der oberirdischen Organe der Pflanzen wird auf Biegungsfestigkeit beansprucht. In cylindrischen Organen wie Grashalmen, Blüthenschäften etc. kann die biegende Kraft in allen zur Längsachse rechtwinkeligen Richtungen wirksam sein; zur Herstellung der erforderlichen Biegungsfestigkeit sind hier demnach jene combinirten Trägerformen nothwendig, von welchen im vorigen Abschnitte die Rede war. Dem zu Folge wird die Anordnung der Bast- oder Collenchymstränge auf dem Querschnitte des Organes im Allgemeinen eine peripherisch-kreisförmige sein. Die Tendenz nach peripherischer Lagerung des mechanischen Systems wird um so deutlicher zum Ausdruck gelangen, je weniger die Herrschaft des mechanischen Princips durch andere physiologische Functionen beeinträchtigt wird.

Flächenförmig ausgebreitete Organe, wie die Laubblätter werden vorzugsweise in der Richtung senkrecht zur Flächenausdehnung gebogen und in dieser Richtung muss also die Festigkeit gesteigert werden. Es geschieht dies durch reihenförmige Nebeneinanderlagerung der einzelnen Träger.

Bezüglich der Detailausführung dieser mechanischen Constructionen herrscht nun, wie SCHWENDENER gezeigt hat, eine überaus grosse Mannigfaltigkeit, namentlich bei den Monocotylen. Um eine Uebersicht über diese Mannigfaltigkeit zu gewinnen, hat SCHWENDENER die verschiedenen Constructionstypen systematisch geordnet, und dieselben höheren Einheiten, die er als Systeme bezeichnet, untergeordnet. Es kann nicht Aufgabe dieser Darstellung sein, sämmtliche 28 Typen der biegungsfesten Organe bei den Monocotylen, welche SCHWENDENER aufgestellt und durch zahlreiche Beispiele in lehrreichster Weise erläutert hat, dem Leser im Auszuge vorzuführen. Wir wollen uns vielmehr bloss durch genaue Betrachtung einiger ausgewählter und charakteristischer Objecte von der Richtigkeit der Anschauungen SCHWENDENER's überzeugen. Aus Zweckmässigkeits-

gründen machen wir hier in der Auswahl der Beispiele zwischen Monocotylen und Dicotylen keinen Unterschied. Ebenso ist es für uns jetzt gleichgiltig, ob das mechanische Gewebe, dessen Anordnung wir studiren, aus Bast- Libriform- oder Collenchymzellen besteht.

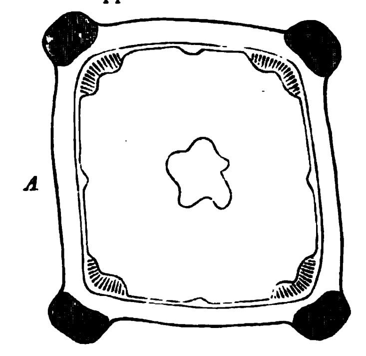
1. Cylindrische Organe.

Unter cylindrischen Organen verstehen wir hier mit SCHWENDENER ganz allgemein solche, welche nach allen Richtungen rechtwinkelig zur Längenausdehnung in Anspruch genommen werden. Es ist dabei gleichgiltig, ob sie auch im geometrischen Sinne cylindisch oder ob sie kantig sind.

a) System der subepidermalen Rippen.

Die beiden Typen dieses Systems sind bezüglich des Bastes in den Blüthenschäften und Blattstielen verschiedener Aroideengenera, bezüglich des Collenchyms in den Blattstielen verschiedener Umbelliferen und in den Stengeln der Labiaten ausgebildet. Die mechanischen Stränge treten entweder in einfacher, zickzackförmiger oder in doppelter Ringlage auf. Die beistehende Fig. 5 B zeigt die Anordnung der verschieden starken mit Mestomsträngen combinirten Bastbündel im Blattstiele von *Colocasia antiquorum*. Bei den Labiaten (Fig. 5 A) besitzt der 4kantige Stengel zwei kreuzweise combinirte Collenchymträger und repräsentirt so die einfachste Constructionsform des mechanischen Systems in einem cylindrisch-biegungsfesten Organe.

Im Anschlusse hieran sind auch die in einer Ringlage auftretenden Bastbündel in den einjährigen Zweigen verschiedener dicotyler Holzgewächse (*Acer campestre*, *Fagus*, *Betula*, *Paulownia*, *Cornus sanguinea*. *Nerium Oleander* etc.) zu erwähnen, welche das primäre mechanische System der Zweige bilden und später nach Beginn der Holzbildung und genügender Erstarkung durch Korkbildung abgeworfen werden.



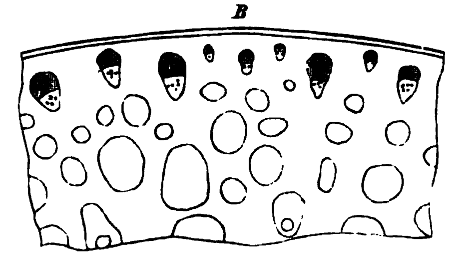
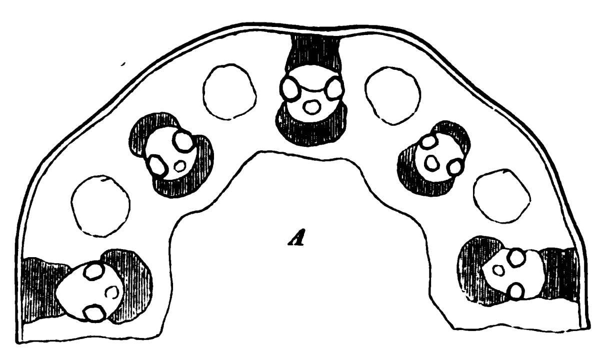


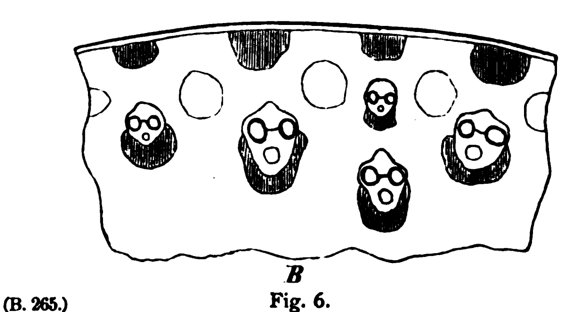
Fig. 5. (B. 264.)
A Schematischer Querschnitt durch ein Stamminternodium von *Lamium album;* in den 4 Kanten verlaufen Collenchymgurtungen, welche zwei kreuzweise combinirte Träger bilden. Vergr. 12. B Theil des Querschnittes aus einem Blattstiel von *Colocasia antiquorum* (nach SCHWENDENER.) Die Bastbündel werden von Mestombündeln begleitet. Vergr. 30. (In dieser, wie in den nachfolgenden schematischen Figuren, das mechanische System betreffend, erscheinen die Querschnitte der Bast- und Collenchymstränge schraffirt dargestellt.)

b) System der zusammengesetzten peripherischen Träger.

Dieses System ist vorzugsweise bei verschiedenen Cyperaceen und Juncagineen ausgebildet. Seine 6 Typen repräsentiren eine grosse Mannigfaltigkeit von Constructionsformen, von welchen hier bloss drei beschrieben werden sollen.

Im hohlen Schafte von *Scirpus caespitosus* treten 5, 6 oder auch mehr Iförmige Träger in regelmässigen Abständen von einander auf und bilden eine subepidermale Ringlage. Die äusseren Gurtungen lehnen sich an die Epidermis

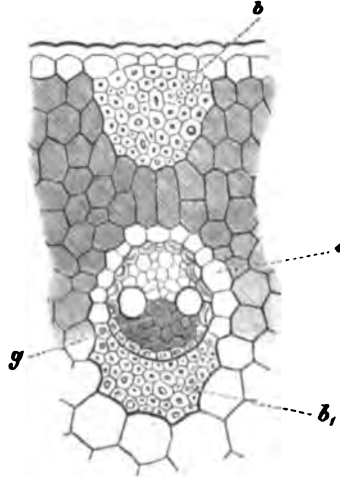




(B. 265.) Fig. 6.

Subepidermale Träger. A Hälfte des Querschnittes durch den Halm von *Scirpus caespitosus*; die Füllungen zwischen den (schraffirten) Bastgurtungen bestehen bloss aus Mestombündeln. Vergr. 100. B Theil des Querschnittes durch den Halm von *Cyperus vegetus*. Die Füllungen der Träger bestehen aus Mestombündeln, an welchen sich die inneren Bastgurtungen sichelförmig anlegen und aus Parenchym (zwischen den Mestombündeln und den subepidermalen Gurtungen). Vergr. 66.

an, die inneren umschliessen halb-kreisförmig das die Füllung bildende Mestombündel (Fig. 6 A.) Zwischen diesen grossen Hauptträgern befindet sich je ein kleinerer Träger, welcher aber mehr nach innen gelegen ist. — Bei *Cyperus vegetus* begegnen wir einer ähnlichen Anordnung des mechanischen Systems. Auch hier treten im Schafte subepidermale I-förmige Träger auf, welche eine ziemlich regelmässige Ringlage bilden; allein die beiden Gurtungen eines Trägers sind so weit von einander entfernt, dass das Mestombündel als Füllung nicht mehr ausreichend ist; es müssen deshalb zwischen die äussere Gurtung und das an die innere Gurtung sich anlegende Mestombündel noch Parenchymzellen eingeschaltet werden, welche die Füllung zu vervollständigen haben. Hierzu werden chlorophyllführende Parenchymzellen in jener Ausbildung verwendet, welche für die specifischen Assimilationszellen charakteristisch ist, nämlich Pallisadenzellen. Der ganze Träger hat also den in Fig. 7 dargestellten Bau. Man könnte vielleicht die Frage aufwerfen, ob in der geschilderten Anordnung der Füllungsbestandtheile ein morphologisches oder gleichfalls ein physiologisches Princip zum Ausdruck kommt. Diese Frage ist im letzteren Sinne zu beantworten, indem die Pallisadenzellen behufs ihrer Assimilationsthätigkeit eine günstige Beleuchtung und deshalb eine mehr peripherische Lagerung beanspruchen, während den Mestombündeln als leitenden Gewebesträngen eine centripetale Tendenz eigenthümlich ist. Wir sehen also, dass für die Anordnung sämmtlicher Gewebearten eines Trägers ausschliesslich das physiologische Princip bestimmend ist.



(B. 266.) Fig. 7.

Subepidermaler Träger im Schaft von *Cyperus vegetus*. b äussere, b_1 innere Bastgurtung, g Mestombündel, s Parenchymscheide.

Ein viel complicirterer, eleganter Typus tritt uns in den Halmen von *Juncus glaucus* entgegen.

Auch hier haben wir eine Ringlage von regelmässig angeordneten Hauptträgern vor uns, deren äussere Gurtungen (Fig. 8 A b) aus starken Bastrippen bestehen, während die inneren Gurtungen von den sichelförmigen Bastbelegen gebildet werden, welche die im gleichen Radius liegenden grossen Mestombündel begleiten (Fig. 8 A f). Zwischen diesen beiden Gurtungen liegt

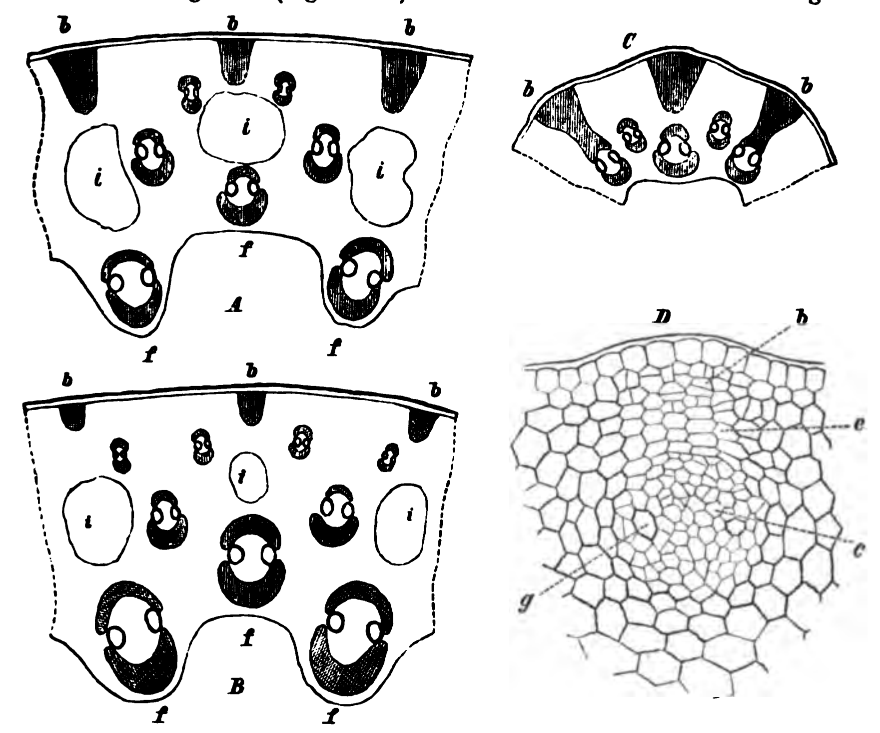


Fig. 8. (B. 267.)

Mechanisches System des Halms von *Juncus glaucus*. A Theil eines Querschnittes durch den oberirdischen, B desgleichen durch den unterirdischen Theil des Halms; b die subepidermalen Bastrippen, welche sich mit den Bastbelegen der opponirten Gefässbündel bei f zu Trägern combiniren; i Luftkanäle. C Theil eines Querschnittes durch den Halm 1,5 Centim. unter seiner Spitze. Bei b sind die Bastrippen mit den äusseren Bastbelegen der opponirten Gefässbündel verschmolzen. Vergr. für A, B und C 45. D Entstehung eines I-förmigen Trägers aus einem gemeinschaftlich angelegten Cambiumbündel; b Bastcambium, c Mestomcambium, g primordiales Gefäss, e der zu Epen werdende Theil des Cambiumbündels. Vergr. 350.

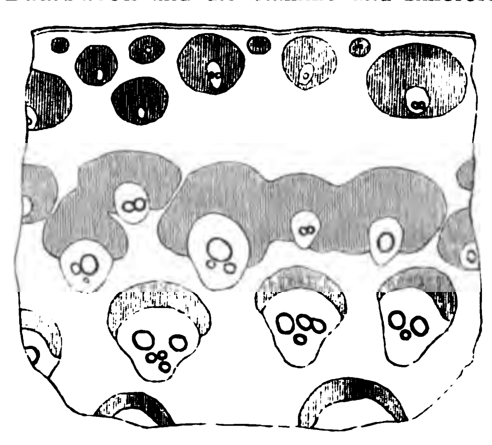
von innen nach aussen zunächst das grosse Mestombündel, dann folgt ein kleiner äusserer Bastbeleg, dann dünnwandiges Parenchym, ein grosser Luftkanal und schliesslich wieder Parenchymgewebe. An dieser »Füllung« befremdet uns zweierlei; vor Allem der Luftgang, welcher trotz des lockeren Filzgewebes, das ihn ausfüllt, die radiale Verbindung der beiden Gurtungen aufhebt. Schon im vorigen Abschnitte haben wir aber gehört, dass wenn ein hinreichend starker tangentialer Verband zwischen den Gurtungen der einzelnen Träger und Trägergruppen hergestellt wird, auf die radiale Füllung verzichtet werden kann. Man muss daher zugeben, dass die Lagerung der grossen Luftkanäle nicht bloss nicht irrationell ist, sondern dass dieselben im Gegentheile einen solchen Platz einnehmen, auf welchem sie, wie wir gleich sehen werden, das Gefüge des mechanischen Systems am wenigsten stören. — Noch eine zweite Eigenthümlichkeit er-

scheint uns auffällig: die kleine Bastsichel auf der Aussenseite des Mestombündels. Warum wurden die zur Herstellung dieser Bastsichel erforderlichen Baustoffe nicht zweckentsprechender zur Unterstützung der inneren Gurtung verwendet? So wäre man geneigt zu fragen, wenn man nicht an die local-mechanische Bedeutung gewisser Baststränge denken müsste, welche diesmal in dem Schutze des zarten, eiweissleitenden Bestandtheiles des Mestombündels besteht.

Zwischen den einzelnen Hauptträgern, welche einander in relativ grossen Abständen folgen, befinden sich in symmetrischer Anordnung kleinere Träger, deren Füllungen bloss von Mestombündeln gebildet werden. Sie gruppiren sich »in eine förmliche Phalanx von 4—6 Gliedern« und haben die Festigkeit der zwischen den Hauptträgern befindlichen verhältnissmässig breiten Wandstücke herzustellen.[1])

c) System der subcorticalen Fibrovasalstränge, mit starker Bastentwickelung und zuweilen mit Verschmelzungen in tangentialer und radialer Richtung.

In diesem System werden die Bastbündel von der Epidermis durch das Assimilationsgewebe abgedrängt und mehr nach innen geschoben. Nichtsdestoweniger ist die Anordnung der mechanischen Gewebestränge eine ausgeprägt peripherische. Gegenüber den übersichtlichen, mehr durch rationelle Construction als durch massige Entwicklung des Bastes ausgezeichneten Typen des vorigen Systems fällt das gegenwärtig zu besprechende durch die mächtige Ausbildung der Bastmassen auf, welche schon einfach durch peripherische Lagerung eine vollkommen genügende Biegungsfestigkeit des Organs erzielen. Hierher gehören die Halme der Bambusen und die Stämme und Inflorescenzachsen der Palmen. Die Bastbelege der Mestombündel, welche bei den Palmen sehr häufig zu unregelmässigen Bändern verschmelzen (Fig. 9) bilden in ihrer Gesammtheit einen Hohlcylinder, dessen Wanddicke nur einen verhältnissmässig kleinen Bruchtheil des ganzen Durchmessers darstellt. Vermöge dieser Eigenthümlichkeit des Baues werden denn auch manche Palmen, deren Mark besonders weich ist, wie z. B. *Arenga sacharifera*, *Lodoicea Sechellarum*, *Borassus flabelliformis*, nach Entfernung des Markes als Wasserleitungsröhren, Dachrinnen u. dergl. verwendet und von dem rohrartigen Stengel der *Iriartea setigera* MART., *Euterpe oleracea* MART. und *Kunthia montana* H. B. wird berichtet, dass die Indianer ihre Blasrohre daraus verfertigen, indem sie das weiche Mark mit einer langen Ruthe herausstossen.[2]) — Die tiefer im Marke liegenden Mestombündel, sind mit viel schwächeren Bastsicheln versehen, welche für die Biegungsfestigkeit des ganzen Stammes bedeutungslos sind und



(B. 268.) Fig. 9.

Peripherischer Theil des Querschnittes durch einen Zweig des Fruchtstandes von *Phönix dactylifera*. Den kleinern peripherischen Bastbündeln sind in excentrischer Lage Mestombündel eingebettet. Die subcorticalen Mestombündel besitzen auf ihrer Aussenseite starke Bastbekleidungen, welche stellenweise tangential verschmelzen; je centraler die Mestombündel gelagert sind, desto schwächer werden die Bastbelege.

[1]) Ausführlicheres hierüber findet man bei SCHWENDENER, l. c. pag. 57.

[2]) SCHWENDENER, l. c. pag. 67, 68.

ausschliesslich local-mechanischen Zwecken dienen. Dagegen dürften die ausserhalb des Holzkörpers in der Rinde verlaufenden Bastbündel das Zerreissen und Abschieben der Rinde beim Biegen des Stammes zu verhüten haben.

d) System des einfachen Hohlcylinders mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen.

Dieses System darf seiner grossen Verbreitung halber als das bei den Monocotylen herrschende bezeichnet werden. Es ist namentlich in den Familien der Liliaceen, Irideen, Orchideen, Dioscoreen u. A. vertreten; auch viele Dicotylen-Genera sind hierhergehörig und vermitteln so hinsichtlich des Skeletbaues den Anschluss an die Monocotylen. Ich nenne hier nur beispielsweise die Gattungen *Saxifraga, Aristolochia, Phytolacca, Chenopodium, Epimedium, Cortusa, Armeria, Lonicera, Geum, Papaver* und die Familien der Caryophylleen, Primulaceen und Geraniaceen.

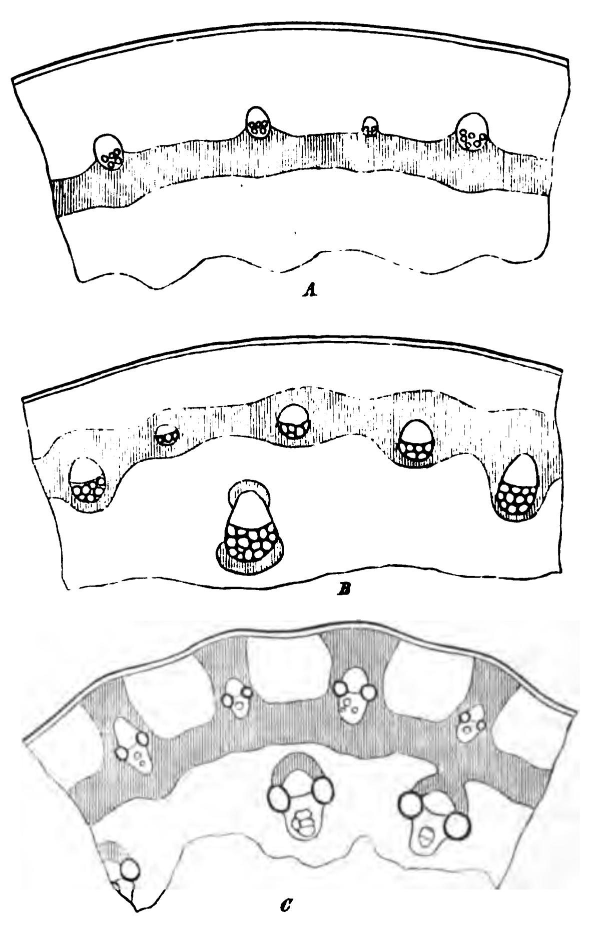


Fig. 10. (B. 269.)
Bastringe von Monocotylen. A Subcorticaler Bastring von *Allium odorum* mit aussen angelehnten Gefässbündeln. B Subcorticaler Bastring von *Convallaria verticillata* mit eingebetteten Gefässbündeln. C Subcorticaler Bastring des Halmes von *Molinia coerulea*, verstärkt durch subepidermale Bastrippen.

Wenn man sich auch vom mechanischen Standpunkte aus den Bastring aus der seitlichen Verschmelzung zahlreicher im Kreis gestellter Bastgurtungen hervorgegangen denken kann, so würde man doch entschieden fehlgehen, wenn man den Bastring auch vom anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus als das Product einer solchen Verschmelzung ansehen wollte. Weder in der Entwickelungsgeschichte des einzelnen Individuums noch im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der betreffenden Pflanzenform ist der Bastring auf solche Weise entstanden. Er ist, wie SCHWENDENER sagt, »ein Gebilde für sich, in Form und Lage nur wenig beeinflusst von anderen Geweben; der unzweideutige Vertreter des mechanischen Princips. Die peripherischen Gefässbündel richten sich nach ihm, nicht umgekehrt; sie finden an ihm einen festen Halt oder eine schützende Hülle, indem sie sich bald von aussen und bald von innen an denselben anlehnen oder im Innern des Ringes einbetten.« (Fig. 10 A u. B).

Von der Oberfläche des Organs entfernt sich der Bastring gewöhnlich um

$\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$ des Durchmessers. Gegen die Rinde zu ist er fast immer scharf differenzirt, und zeigt stark verdickte Zellwandungen. Auf der Innenseite geht er dagegen häufig allmählich in das Markgewebe über; die Zellen werden im Querschnitt grösser, dünnwandiger, auf Längsschnitten kürzer, mit immer mehr in die Quere gestellten Wandungen.

e) System des gerippten Hohlcylinders mit Anschluss der Rippen an die Epidermis.

Bei den Gräsern, deren Halme gleichfalls Bastringe besitzen, sind die letzteren durch subepidermale Bastrippen verstärkt, welche sich in mehr oder weniger regelmässigen Abständen an seine Aussenseite anlegen. Es ist einleuchtend, dass eine solche Construction von besonderer Widerstandsfähigkeit ist, weshalb sie auch in der Architektur und im Maschinenbau eine sehr häufige Anwendung findet. Die Mestombündel lehnen sich hauptsächlich an die Innenseite des Bastringes an, treten aber auch häufig im Markgewebe isolirt auf. An der Grenze zwischen Ring und Rippe ist dem Bastgewebe gewöhnlich eines von den kleineren peripherischen Mestombündeln eingelagert. Fig. 10 C stellt einen solchen typischen Gramineenbastring mit starken Bastrippen dar.

Eine noch weit allgemeinere Verwendung als bei den Monocotylen, welche sich durch eine grosse Mannigfaltigkeit der Constructionsformen auszeichnen, findet der Bastring als zweckmässigste Einrichtung zur Herstellung der Biegungsfestigkeit bei den Dicotylen. Damit nun derselbe neben dem Dickenwachsthum der Stengel und Zweige bestehen könne, muss der ursprünglich ausserhalb des Verdickungsringes gelegene Bastring auf die Innenseite desselben verlegt werden und wird derart zum Libriformring. Nur bei dieser Lagerung kann der Hohlcylinder zu einem dauernden Bestandtheil des mechanischen Systems werden; denn der ausserhalb des Verdickungsringes gelegene Bastring wird, wie wir früher gesehen haben, bei Eintritt des Dickenwachsthums gesprengt und abgeworfen.

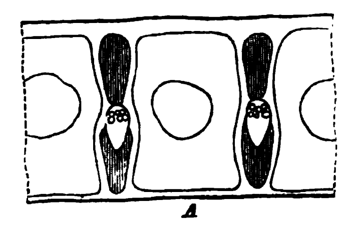
Zwischen dem extracambialen Bastring und dem intercambialen Libriformring giebt es nun alle Uebergänge, welche von SCHWENDENER (l. c. pag. 147 ff) eingehend geschildert worden sind, auf welche aber in dieser Abhandlung nicht näher eingegangen werden kann. Den Endpunkt dieser Uebergangsreihe repräsentirt der normale Dicotylenstamm; die einzelnen concentrischen Holzringe desselben repräsentiren mit ihren mechanischen Elementen ebenso viele Libriformringe, in welche aber die Mestomelemente nicht wie in den Bastringen vieler Monocotylen zu Bündeln vereinigt eingebettet sind, sondern in viel gleichmässigerer Vertheilung, in Folge dessen die ursprüngliche Selbständigkeit und Abgeschlossenheit des Mestoms verloren geht. Indem sich derart im Holze zwei verschiedenartige Gewebesysteme, das mechanische und das stoffleitende, wechselseitig durchdringen und so ihre anatomische Selbständigkeit aufgeben, wird auch begreiflicherweise ihre physiologische Selbständigkeit zum Theile verwischt. Die beiderlei Functionen sondern sich nicht mehr strenge nach den anatomischen Hauptmerkmalen der Gewebe; namentlich gilt das für die mechanischen Elemente, welchen als wichtige Nebenfunction die Leitung des Wassers übertragen wird. — Eingehenderes über diese eigenthümlichen Beziehungen soll im vierten Kapitel mitgetheilt werden.

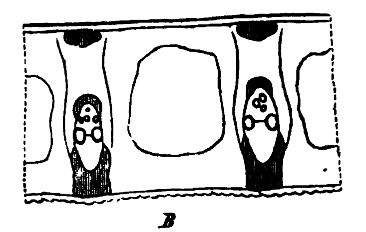
2. Bilaterale Organe.

Vor Allem sind hier die Laubblätter zu nennen; entsprechend der Art der Inanspruchnahme dieser Organe auf Biegungsfestigkeit sind ihre Träger sämmtlich von gleicher Orientirung: die Trägerebene steht senkrecht zur Oberfläche des

Blattes. Nach ihrem Verhältnisse zur Epidermis unterscheidet SCHWENDENER (l. c. pag. 77) subepidermale, innere und gemischte Träger, welche zugleich die drei Systeme des mechanischen Systems in bilateralen Organen charakterisiren. —

Im einfachsten Falle treten subepidermale Iförmige Träger auf, welche die obere und untere Blattseite mit einander verbinden. Hierher gehören die Blätter vieler Gramineen und Cyperaceen, von *Typha, Cordyline, Phormium* (Fig. 11 A), *Pandanus, Musa* etc. Die Gurtungen sind beiderseits annähernd gleich stark und auch von ähnlichen Querschnittsformen. Als Füllungen fungiren entweder bloss Mestombündel, oder dieselben combiniren sich mit Parenchymzellen.





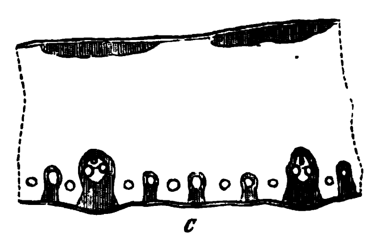


Fig. 11. (B. 270.)

Trägerquerschnitte aus monocotylen Laubblättern. A *Phormium tenax*. Obere und untere Gurtung nahezu gleich stark, Füllung Mestom. B *Carex sylvatica*. Obere Gurtung schwächer, mehr bandförmig; untere Gurtung stärker; Füllung Mestom (mit Bastsicheln auf der Hadromseite) und farbloses Parenchym. C *Zea Maïs*, Blattmittelrippe. Die oberen Gurtungen sind als Zugbänder ausgebildet; den unteren Druckgurtungen sind Mestombündel eingelagert.

Eine höhere Stufe der Anpassung repräsentiren jene Blätter und Blattmittelrippen, welche eine auf Ober- und Unterseite ungleiche Ausbildung des mechanischen Systems zeigen, die der Ausdruck einer verschiedenartigen Inanspruchnahme der Festigkeit ist. Bei allen bandartigen, überhängenden Blättern werden die Oberseiten hauptsächlich auf Zug, die Unterseiten auf Druck in Anspruch genommen. Auf der Zugseite sind demnach zur Herstellung gleichmässiger Spannungen breite subepidermale Bastbänder am Platze, auf der Druckseite dagegen gewöhnliche Träger. Diese Ausbildung des mechanischen Systems in bilateralen Organen zeigen z. B. die Blattmittelrippen von *Erianthus, Saccharum, Zea,* (Fig. 11 C) *Gynerium* etc. Hierher gehören auch die Blätter verschiedener *Carex*-Arten, welche rinnig gefaltet sind, so dass längs der beiden Ränder die Inanspruchnahme des Blattes auf Zugfestigkeit am grössten ist. Dieselben sind dann auch mit je einem Bastbande versehen.

»Gemischte Träger« sind in den Blattspreiten verschiedener Palmen vorhanden. Die in der Mitte des Mesophylls verlaufenden grösseren Gefässbündel sind mit beiderseitigen Bastbelegen versehen: diese »Fibrovasalstränge« repräsentiren die inneren Träger, deren Stellung in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite der Blätter eine mechanisch unvortheilhafte ist. In manchen Fällen (*Livistona chinensis, Chamaerops excelsa*) sind diese Bastbelege der Mestombündel allerdings so schwach, dass sie in erster Linie augenscheinlich einem localmechanischen Zwecke, nämlich zum Schutze der stoffleitenden Stränge dienen. In anderen Fällen dagegen (z. B. *Phönix dactylifera, Sabal Adansoni*) sind die beiden Gurtungen so stark entwickelt, dass sie unzweifelhaft zur Herstellung der Biegungsfestigkeit bestimmt sind. Ihre unzweckmässige Stellung ist nicht zu leugnen. Neben diesen

inneren Trägern ist noch eine grosse Anzahl von subepidermalen Bastbündeln vorhanden, welche verhältnissmässig sehr stark sind. Bei der Dattelpalme treten sie auf der Ober- und Unterseite des Blattes in ungefähr gleich starker Ausbildung auf, allein in unregelmässigen Abständen, so dass nur selten zwei Bündel opponirt sind und sich zu einem Träger combiniren. Genau dieselbe wenig rationelle Anordnung der beiderseitigen Bastbündel habe ich noch bei verschiedenen anderen Palmen (*Livistona chinensis*, *Sabal Adansoni*, *Chamaerops excelsa*) beobachtet. Bei den zwei zuletzt genannten Arten kommt noch eine weitere Eigenthümlichkeit hinzu, welche mechanisch ungünstig ist: nämlich eine stärkere Ausbildung des mechanischen Systems auf der Blattoberseite, während doch eine rationelle Construction das Gleichgewicht beider Seiten erfordert. Bei *Chamaerops excelsa* sind die subepidermalen Bastbündel der Blattoberseite nicht bloss zahlreicher, sondern auch beträchtlich stärker als auf der Blattunterseite. Sie springen häufig rippenförmig gegen das Mesophyll vor. Bei *Sabal Adansoni* sind die mestomlosen Bastbündel beiderseits ziemlich gleich zahlreich und gleich stark ausgebildet. Dafür lehnen sich aber die kleineren Gefässbündel an ziemlich starke subepidermale Bastrippen an, welche unter der Blattoberseite verlaufen und der Blattunterseite vollständig fehlen. Festigkeitseinrichtungen anderer Art, welche die Blattunterseite für die mangelhafte Bastausrüstung entschädigen würden, lassen sich nicht nachweisen.

Wir finden nach dem Gesagten in manchen Palmblättern eine förmliche Häufung irrationeller Constructionseigenthümlichkeiten. Nur die peripherische Anordnung der subepidermalen Bastbündel lässt noch die Herrschaft des mechanischen Princips erkennen. Das Palmenblatt bildet demnach ein vollständiges Pendant zum Palmenstamme, in welchem ja gleichfalls die mächtigen Baststränge im Allgemeinen zwar peripherisch gelagert sind, untereinander aber eine ganz regellose Anordnung zeigen. Und doch zeichnen sich die Palmen bekanntlich durch eine bedeutende Festigkeit ihrer Organe aus, denn durch die massige Ausbildung des mechanischen Systems wird reichlich ersetzt, was demselben an Zweckmässigkeit der Construction abgeht. Namentlich gilt dies für die Blattspreiten. Wir haben hier eine Reihe von Fällen vor uns, in welchen das Princip des möglichst geringen Materialaufwandes keine so strenge Durchführung erfährt, wie in den meisten anderen Pflanzen. Derlei Fälle sind aber deshalb lehrreich, weil aus ihnen deutlich hervorgeht, dass sich in der zweckmässigen Anordnung des mechanischen Systems ebensowenig ein vorgefasster einheitlicher Bauplan ausspricht, als wie z. B. in dem so überaus zweckentsprechenden Bau der Blüthen, welche zum Zwecke der Kreuzbefruchtung auf den Besuch von Insekten angewiesen sind. Hier wie dort handelt es sich bloss um Anpassungserscheinungen.

3. Die mechanischen Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittsform.

Wird ein cylindrisches Organ gebogen, so hat der kreisförmige Querschnitt desselben die Neigung elliptisch zu werden; man kann sich davon beim Biegen eines Kautschukschlauches leicht überzeugen. Wenn man ein flächenförmig ausgebreitetes Organ, z. B. ein Laubblatt biegt, so suchen aus demselben Grunde die beiderseitigen Blattflächen ihren Abstand zu verringern. Mit jeder Krümmung eines Organs ist demnach eine gewisse Veränderung seiner Querschnittsform verbunden, welche auf ein möglichst geringes Maass einzuschränken der Pflanze Bedürfniss ist. Solche Veränderungen sind nämlich aus einem doppelten Grunde für die Pflanze schädlich. Durch eine veränderte Querschnittsform des Organes

erleidet auch die gegenseitige Lage seiner mechanischen Constructionstheile entsprechende Veränderungen; nun ist es aber eine Voraussetzung für das verlässliche Functioniren des mechanischen Systems, dass seine Bestandtheile, die peripherischen Träger und Gurtungen an ihrer gegenseitigen Lage fixirt seien. Hierzu kommt dann noch der sehr in's Gewicht fallende Umstand, dass die Veränderung der Querschnittsform mit radialen Zerrungen und Pressungen verbunden ist, welchen die verschiedenen Gewebe des Organs leicht in so hohem Grade ausgesetzt sein können, dass dadurch ihre Function beeinträchtigt, ihr Zusammenhang gelockert wird. Wie störend müssen z. B. derartige Pressungen die Function der stoffleitenden Gewebe beeinflussen! Wie leicht können stärkere Zerrungen den ohnehin so lockeren Bau des Assimilationssystems schädigen.

Aus ähnlichen Gründen werden bereits bei den niedrigsten Pflanzenformen die Aenderungen der Querschnittsform möglichst eingeschränkt. In der Einleitung war bereits von den in der *Caulerpa*-Zelle quer ausgespannten Cellulosefäden die Rede, welche zur Aussteifung dienen; in ganz analoger Weise wirken die in den Luftgängen verschiedener Cyperaceen ausgespannten Zellfäden, welche vorwiegend in der Querrichtung verlaufen und sich häufig verzweigend ein zartes Gebälke von ungemein zierlichem Aussehen bilden. Namentlich sind in dieser Hinsicht verschiedene *Scirpus*-Arten ausgezeichnet. — So wie dann ferner ein langer Algenfaden durch Querwände die nöthige Aussteifung erfährt, werden die grossen Luftgänge in den Stengeln von *Papyrus antiquorum, Juncus glaucus, Scirpus lacustris* und anderen wasserliebenden Gewächsen zu gleichem Zwecke durch quergestellte Gewebeplatten, sogen. Diaphragmen, unterbrochen. Dieselben treten bei *Juncus glaucus* und *Scirpus lacustris* in Abständen von 5—10 Millim. auf und werden in den meisten Fällen von kleinen Gefässbündeln, den Mestomanastomosen, durchzogen, welche auch ihrerseits als Verspannungen dienen, indem sie die längsverlaufenden Gefässbündel untereinander verkoppeln.

Ausser den eben beschriebenen Einrichtungen sind bei den Phanerogamen noch verschiedene andere Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues zu nennen, welche die Erhaltung der Querschnittsform zum Zwecke haben. Bei verschiedenen *Juncus*-Arten (*J. glaucus, paniculatus, acutus*) sind die gestreckten Assimilationszellen des Rindengewebes in Curven angeordnet, welche gegen die subepidermalen Bastrippen convergiren und den Linien des stärksten Druckes entsprechen. Wird nämlich der Halm gebogen, so üben die Bastrippen den stärksten radialen Druck gegen die inneren Träger aus und das dazwischenliegende grüne Gewebe muss sich nach den Principien der Gewölbeconstruction anordnen, um einerseits die Querschnittsform zu erhalten und andererseits selbst nicht zerdrückt zu werden. Ausführlicheres hierüber enthält SCHWENDENER's »Mechanisches Princip« (pag. 85 ff.), woselbst auch die diesbezüglichen mechanischen Principien ausführlich erörtert werden.

4. Die mechanischen Einrichtungen für den interkalaren Aufbau.

Nur bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Phanerogamen erfolgt das Längenwachsthum der Stammorgane in der Weise, dass sich Zellbildung und Zellstreckung bloss auf die Scheitelregion und die jüngsten Internodien beschränken. Dieses einfache Aufsetzen neuer Constructionstheile auf einen hinlänglich erstarkten Unterbau, wie SCHWENDENER einen solchen Wachsthumsmodus treffend charakterisirt, findet z. B. bei den Palmen, Dracaenen, Pandaneen, verschiedenen Liliaceen etc. statt. Weit häufiger dagegen erfolgt die Längenzunahme der Stammorgane durch

interkalare Wachsthumserscheinungen, welche besondere Anpassungen seitens des mechanischen Systems nothwendig machen.

Bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen besitzen die Stengelorgane ziemlich lange Wachsthumszonen, welche sich gewöhnlich über mehrere Internodien erstrecken und je nach der betreffenden Species eine Länge von ca. 2—50 Centim. besitzen.[1]) Diese im Wachsthum begriffenen Stengeltheile werden natürlich entsprechend biegungsfest gebaut sein müssen und sich deshalb von den ausgewachsenen Stammpartien bezüglich der Constructionsformen ihres mechanischen Systems nicht wesentlich unterscheiden. Der Unterschied wird sich vielmehr in der Qualität des zum Aufbau des Skeletes verwendeten Materiales zeigen; aus Gründen, welche bereits in einem früheren Abschnitte ausführlich auseinander gesetzt wurden, wird der Bast durch das dehnsame, wachsthumsfähige Collenchym zu ersetzen sein. So stellt dieses Gewebe, welches gewöhnlich in Form von subepidermalen Platten und Rippen auftritt, »ein vorläufiges Skelett dar, ein Arbeitsgerüste,« welches bei einzelnen Monocotylen *(Tradescantia, Dioscorea, Tamus)* auch späterhin das eigentliche mechanische System während der ganzen einjährigen Vegetationsperiode unterstützt, bei den Dicotylen dagegen nach genügender Erstarkung des Zweiges durch Korkbildung gewöhnlich abgeworfen wird.[2])

Eine wesentlich andere Art, interkalar wachsende Organe zu schützen, besteht in der Verdickung der Internodien in der Region des stärksten Wachsthums. Bei *Tradescantia erecta* befindet sich diese Region an der Basis des betreffenden Internodiums, wo denn auch der Durchmesser desselben fast doppelt so gross ist, als oben. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blüthenschäften verschiedener Compositen, deren obere Regionen die vorzugsweise interkalar wachsenden sind. Von WESTERMAIER[3]) wurde darauf aufmerksam gemacht, dass die nach oben zunehmende Dicke dieser Schäfte offenbar als eine Anpassung an diese Art des interkalaren Wachsthums aufzufassen sei. Die Verdickung ist manchmal eine sehr auffällige. Bei *Arnoseris minima* ist der Durchmesser des Blüthenschaftes unmittelbar unter dem Köpfchen bisweilen sechsmal so gross als an der Basis des Schaftes.

(B. 271.) Fig. 12.

Querschnitt durch die **Blattscheide** von *Brachypodium sylvaticum*, ½ Centim. über dem Knoten. Subepidermale Bastbündel mit angelehnten Mestomsträngen. Vergr. 30.

Die vollkommensten Einrichtungen zum Schutze des interkalaren Längenwachsthums finden sich an den Halmen der Gramineen und Cyperaceen. Unmittelbar über dem Knoten eines Grashalmes befindet sich eine verhältnissmässig kurze Zone, in welcher die Gewebe im meristematischen Zustande verharren und in stetem Wachsthum begriffen sind. Selbstverständlich ist diese Zone von weicher Beschaffenheit und mechanisch fast gar nicht widerstandsfähig. Soll demnach das In-

[1]) Vergl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. II. Bd. pag. 72.

[2]) Vergl. SCHWENDENER, l. c. pag. 96.

[3]) Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems. Monatsberichte der Königl Akademie der Wissensch. in Berlin. 1881. pag. 67 ff.

ternodium an dieser Stelle nicht bei dem geringsten Windstosse abbrechen, so muss es durch ein besonderes Organ entsprechend gestützt werden. Dies geschieht durch die Blattscheide, welche die ganze wachsthumsfähige Region des Internodiums vollständig umhüllt und unmittelbar über dem Knoten zum Schutze der Meristemzone besonders stark gebaut ist. Das mechanische System der Blattscheide hat also das noch unentwickelte Skelett des umhüllten Internodiumabschnittes zu ersetzen. Die ein Rohr bildende Scheide muss biegungsfest gebaut sein und zu diesem Behufe ist ihr mechanisches System nicht wie in einer bilateralen Blattspreite angeordnet, sondern wie in einem hohlen cylindrischen Stengelorgane. Die Battrippen sind peripherisch gelagert und treten also in kräftiger Ausbildung unter der Epidermis der Aussenseite auf, während die Innenseite entweder gar keine oder bloss sehr schwach ausgebildete Bastgurtungen besitzt (Fig. 12). Dieser Fall zeigt wieder auf das Deutlichste, dass die Anordnung der Bastbündel nicht von morphologischen, sondern ausschliesslich von mechanischen Principien beherrscht wird.

Dieselbe Aufgabe wie den Laubblattscheiden der Glumaceen kommt jenem eigenthümlichen Scheidenorgane zu, welches bei der Gattung *Armeria* von der köpfchenförmigen Inflorescenz nach abwärts reichend den oberen Teil des Blüthenschaftes röhrenartig umhüllt. Wie WESTERMAIER[1]) überzeugend darlegte, sprechen alle Verhältnisse dafür, dass diese Scheiden einen Stützapparat für den interkalaren Aufbau vorstellen.

B. Herstellung der Zugfestigkeit.

Alle Organe, welche zur Befestigung der Pflanze dienen, sei es nun im Erdreich oder an Felswänden, Baumstämmen, Zweigen etc. werden häufig auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Vor allem gilt dies für die Wurzeln, welche

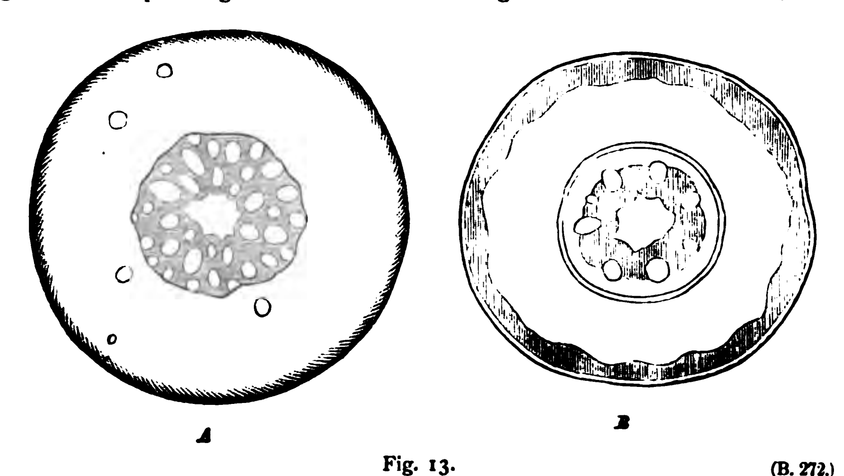


Fig. 13. (B. 272.)

Querschnitte durch zugfeste Organe. A Rhizom von *Carex glauca*; mechanisches System in Form eines centralen, dickwandigen Hohlcylinders, in welchem zahlreiche Mestombündel eingebettet sind. B Nebenwurzel I. Ordnung von *Zea Maïs*. Mechanisches System 1. als centraler dickwandiger Hohlcylinder (zur Herstellung der Zugfestigkeit), 2. als subepidermaler Hohlcylinder (zur Herstellung der Druckfestigkeit).

›im Ganzen genommen als Modelle zugfester Constructionen‹ gelten können. Wie im vorigen Abschnitte auseinandergesetzt wurde, besteht die vortheilhafteste

[1]) Monatsberichte der Berliner Akademie. 1881. pag. 62. ff.

Anordnung des mechanischen System in zugfesten Organen in der Vereinigung der widerstandsfähigen Elemente zu einer einzigen compacten tauförmigen Masse, von centraler Lage. Wie sehen demnach bei sämmtlichen zugfest gebauten Wurzeln das mechanisch wirksame Gewebe sammt den stoffleitenden Elementen einen axilen Strang bilden. In ähnlicher Weise sind auch die Bastmassen jener Rhizome, welche zur Befestigung der Pflanze im Boden beitragen, zu dickwandigen axilen Röhren oder sogar zu compacten Strängen vereinigt; besonders auffallend zeigen die Rhizome der Gramineen, Cyperaceen und Juncaceen diese centrale Anordnung ihres mechanischen Systems, so dass diese Organe den Wurzeln anatomisch näher stehen, als den ihnen morphologisch gleichartigen oberirdischen Stammorganen.[1])

Dieser anatomische Gegensatz zwischen ober- und unterirdischen Pflanzentheilen, welcher auf der Biegungsfestigkeit der einen, auf der Zugfestigkeit der anderen beruht, kann unter Umständen schon an ein und demselben Organe zum Ausdruck kommen. Auch in dieser Hinsicht sind verschiedene Cyperaceen und Juncaceen als ausgezeichnete Beispiele zu nennen. Das unterste Halmstück von *Juncus glaucus* steckt mehrere Centim. tief im festen Boden und wird hier bei Biegungen des oberirdischen Theiles des Halmes ähnlich wie eine Pfahlwurzel ausschliesslich auf Zugfestigkeit beansprucht. Niemand wird nun von diesem unterirdischen Halmstück einen rhizom-ähnlichen Bau erwarten. Die anatomische Untersuchung lehrt im Gegentheile, dass alle Bastbündel und Mestomstränge des oberirdischen Halmstückes im unterirdischen eine nahezu unveränderte Stellung einnehmen. Die histologische Continuität erfährt also nicht die leiseste Störung. Allein die quantitative Ausbildung, die Stärke der einzelnen Bastbündel ist im unterirdischen Halmstücke eine wesentlich andere. Vergleicht man die Querschnittsansichten A und B in Fig. 8, so erkennt man auf den ersten Blick die centripetale Tendenz des mechanischen Systems im unterirdischen, die centrifugale Tendenz im oberirdischen Halmabschnitt. Vor Allem fällt der Unterschied in der Ausbildung der subepidermalen Bastrippen auf, welche in dem biegungsfesten Halmstücke viel breiter sind und tiefer einspringen, als im zugfesten Theile; hier hat sich ihr Querschnitt um das 3—4fache verkleinert. Dafür sind die inneren Gurtungen der Hauptträger viel mächtiger geworden, und auch die auf der Aussenseite der grossen Mestombündel auftretenden Bastbelege sind so stark, dass sie gewiss nicht bloss eine localmechanische Bedeutung haben.

Im Anschlusse an die unterirdischen Organe sind die Ranken und Stengel der Schling- und Kletterpflanzen zu besprechen, welche als Befestigungsorgane gleichfalls auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen werden. Für die Ranken leuchtet dies ohne Weiteres ein; und was die Stengel betrifft, so sind dieselben bei windenden Pflanzen in Folge des Dickenwachsthums der Stützen und ihrer durch den Wind verursachten Biegungen dem Zuge ausgesetzt; bei Kletterern kommt noch das Auseinanderweichen der einmal erfassten Stützpunkte hinzu, ferner ein schlaffes Herunterhängen grösserer oder kleinerer Pflanzentheile.[2]) Diesen mechanischen Bedingungen entspricht eine centripetale Tendenz des mechanischen Systems, welche entweder bloss durch eine Verdickung der Markzellen angedeutet wird, wie z. B. bei *Tamus* und *Dioscorea* nach SCHWENDENER's Beobachtungen (l. c. pag. 124) oder zu einer thatsächlichen Contraction der mechanischen Ge-

[1]) Bezüglich mehrerer Einzelheiten vergl. SCHWENDENER. l. c. pag. 117 ff.

[2]) Vergl. WESTERMAIER und AMBRONN, Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora, 1881. Separatabdruck. pag. 14.

webe führt. So sind z. B. bei den kletternden Monocotylen *Carludovica* und *Calamus Rotang* auch die innersten Bündel des Stammes mit starken Bastbelegen versehen und bei verdickten Piperaceen-Stämmen *(Macropiper, Piper)* liegt an der Innenseite des peripherischen Gefässbündelkreises das Mark umhüllend ein Ring mechanischer Zellen.

Alle submersen Wasserpflanzen, mögen sie in fliessendem oder stehendem Wasser leben, müssen mehr oder minder zugfest gebaut sein. Von besonderem Interesse sind in dieser Hinsicht ihrer verschiedenartigen Standortsverhältnisse halber die *Potamogeton*-Arten. Wie von SCHWENDENER ausführlich gezeigt wurde, besitzen diejenigen Arten, welche nur in stehenden oder langsam strömenden Wassern leben *(Potamog. crispus, densus* und *pectinatus)* weder in der Rinde, noch im axilen Mestomcylinder besondere mechanische Zellen. Den sehr geringen Ansprüchen, welche an die Zugfestigkeit ihrer Stengel gestellt verden, vermag der axile Mestomcylinder vollständig Genüge zu leisten. Andrerseits zeigen aber die an rascher fliessendes Wasser angepassten Formen *(Pot. lanceolatus, longifolius, compressus* etc.) nicht bloss eine entsprechende Verstärkung ihres Centralstranges mittelst mechanischer Zellen, auch in die maschige Rinde ist eine grössere oder geringere Zahl von zerstreuten Bastbündeln eingebettet, welche offenbar ein Zerreissen oder Abstreifen des lockeren, von Luftkanälen durchzogenen Rindengewebes verhüten sollen.

Schliesslich soll auch noch auf die zugfesten Constructionen in hängenden Fruchtstielen und Inflorescenzachsen aufmerksam gemacht werden. Die Herstellung der erforderlichen Zugfestigkeit geschieht entweder durch Contraction des Bastringes, oder durch Ausstattung der inneren Mestombündel mit stärkeren Bastbelegen *(Platanus, Stanhopea insignis)*.

C. Herstellung der Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen radialen Druck.

Alle unterirdischen oder in Wasser vegetirenden Organe sind einem radialen Drucke ausgesetzt, welchen das umgebende Medium auf ihre Oberfläche ausübt. Wenn nun, wie dies gewöhnlich der Fall ist, das Rindenparenchym dieser Organe von Luftkanälen durchzogen wird und überhaupt einen lockeren Bau zeigt, so muss das Organ durch einen festen peripherischen Mantel gegen jene radialen Druckkräfte geschützt sein. Zuweilen genügt für diesen Zweck schon die mittelst einiger Parenchymzelllagen verstärkte Epidermis, z. B. bei *Najas, Sagittaria, Juncus supinus, Alisma natans* etc., welche sämmtlich in stehendem oder langsam fliessendem Wasser vegetiren. Dagegen stellt sich bei Organen, welche in lehmigem oder wasserdurchtränktem Boden wachsen, mit den grösseren Luftkanälen zugleich die Nothwendigkeit einer Verstärkung der Rinde mittelst dickwandiger Parenchym- oder echter Bastzellen ein. So kommt es in den Wurzeln verschiedener *Carex*-Arten *(C. stricta, caespitosa, vulgaris)* und Gramineen zur Ausbildung eines hohlcylindrischen Bastmantels, dessen Zellwandungen, wie schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, gegen das Eindringen des Wassers theilweise verkorkt sind.

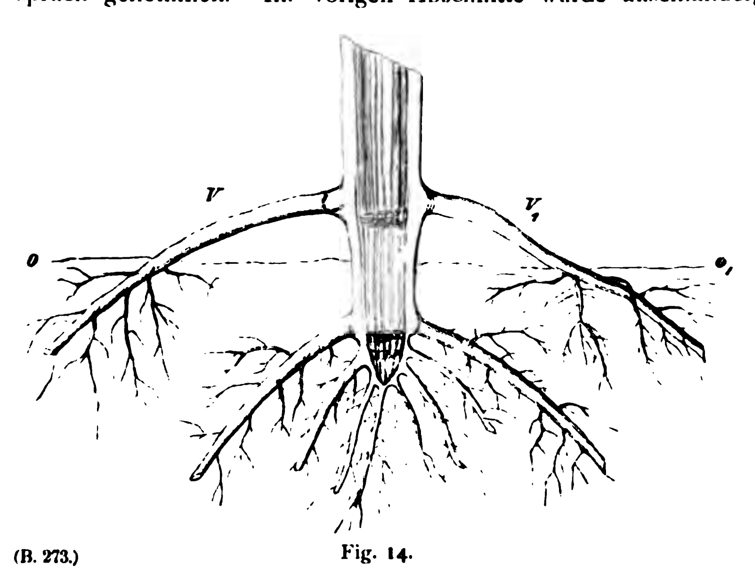
In wesentlich anderer Weise sind die Blätter verschiedener Proteaceen und Restiaceen gegen radiale Druckkräfte geschützt. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht die verzweigten, nadelförmigen Blätter der *Hakea*-Arten. Zwischen der Epidermis und dem centralen Markcylinder befindet sich ein Mantel von sehr locker gebautem, zartwandigem Pallisadengewebe, welches bei Biegungen des

Blattes und namentlich beim Austrocknen desselben durch die sich contrahirende Epidermis in radialer Richtung gedrückt wird. Um diese Druckkräfte unschädlich zu machen und bei eintretenden Regen ein Wiederaufleben des intact gebliebenen Pallisadengewebes zu ermöglichen, sind zwischen Epidermis und Markcylinder zahlreiche dickwandige Säulen- oder Strebezellen eingesetzt, welche Radspeichen vergleichbar sind und mit ihren fussförmig erweiterten und auch verzweigten Enden dem Markgewebe und der Epidermis sehr fest aufsitzen. Zwischen diesen Säulenzellen ist das zarte Assimilationsgewebe gegen das Zerdrücktwerden sehr vollkommen geschützt.

Bei *Kingia australis* treten wie Tschirch[1]) gezeigt hat statt einzelner Strebezellen sogar ganze Strebewände auf, welche aus radialgestreckten, dickwandigen Zellen bestehen, unregelmässig gewunden sind und so die Bildung zahlreicher Kammern zur Folge haben, in welchen das Pallisadengewebe untergebracht ist.

2. Festigkeit gegen longitudinalen Druck.

Jedes aufrechte Stammorgan, welches die Last der Aeste, Zweige und des Laubes zu tragen hat, wird wie eine Säule auf rückwirkende Festigkeit in Anspruch genommen. Im vorigen Abschnitte wurde auseinandergesetzt, dass in solchen säulenfesten Organen das mechanische Princip die gleiche Vertheilung des widerstandsfähigen Materiales verlangt, wie in biegungsfesten Organen. Es soll deshalb auf sie nicht näher eingegangen werden.



(B. 273.) Fig. 14.

Längsschnitt durch den Wurzelstock und die untersten Stamminternodien von *Zea Maïs.* v v_1 Adventivwurzeln, welche aus einem über dem Niveau des Bodens (o—o_1) befindlichen Knoten hervorgebrochen sind, und eine nachträgliche feste Verankerung und Stützung des Stammes zum Zwecke haben. Die Faserwurzeln sind der Deutlichkeit des Ganzen halber in spärlicherer Anzahl gezeichnet.

Von grösserem Interesse sind hier jene Organe, welche abwechselnd auf Zug- und Säulenfestigkeit beansprucht werden. Hierher gehören z. B. die Stützwurzeln von ***Pandanus odoratissimus***, *Iriartea exorrhiza* und *Wettinia;* ferner die kranzförmig aus den untersten Knoten des Maishalmes hervorbrechenden Adventivwurzeln, welche ihrer Function nach als echte Stützwurzeln bezeichnet werden können.

Durch das im Erdreich zur Ausbildung gelangte Wurzelsystem wäre der

---

[1]) Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis* R. Br., Abhandl. des bot. Ver. der Provinz Brandenburg. XXIII. Bd. 1881.

aufschiessende Maisstengel nur unzureichend gestützt. Aus den 1—2 untersten Knoten des oberirdischen Stammstückes brechen deshalb dicht nebeneinander Adventivwurzeln hervor, welche an jedem Knoten einen sehr regelmässigen Kranz bilden. Diese Wurzeln wachsen nun nicht senkrecht nach abwärts sondern in mehr oder weniger schiefer Richtung, wobei sämmtliche Wurzeln eines Kranzes nahezu denselben Eigen-Winkel einhalten. Es ist einleuchtend, dass diese schiefe Richtung, welche die Wurzeln einschlagen, in Anbetracht ihrer späteren, mechanischen Function als Stützorgane und »Ankertaue« vollkommen rationell ist. Nachdem dann die Wurzeln je nach der Höhe des Knotens in grösserer oder geringerer Entfernung vom Stamm in den Boden gedrungen sind, treiben sie hier zahlreiche Nebenwurzeln und befestigen sich in genügender Weise.

Wenn nun der Maisstamm vom Winde gebogen wird, so ist es klar, dass die der Windrichtung zugekehrten Wurzeln auf Zugfestigkeit, die von ihr abgekehrten auf Säulenfestigkeit in Anspruch genommen werden. Auf diese Weise hat im Laufe der Vegetationsperiode jede Wurzel abwechselnd als zugfestes und als säulenfestes Organ zu dienen und ist auch dementsprechend gebaut. Die ganze Construction ist demnach noch vollkommener, als die ihr sonst sehr ähnliche Befestigungsweise von Mastbäumen oder hohen eisernen Fabriksschornsteinen, weil wegen der hierzu verwendeten Taue und Drahtseile bloss die Zugfestigkeit der Constructionstheile in Betracht kommt.

Wie schon erwähnt, befindet sich der anatomische Bau dieser Stützwurzeln mit ihrer Function in vollem Einklange. Der sonst bei Wurzeln solide Fibrovasalcylinder besitzt eine weite Markhöhlung, so dass das Mestom und die dasselbe begleitenden Stereïden einen Hohlcylinder bilden. Derselbe zeigt die für Wurzeln charakteristische Anordnung seiner Mestomelemente, von welchen namentlich ein Kranz weitlumiger Gefässe auffällt; die Zwischenräume werden von verhältnissmässig dünnwandigen Bastzellen ausgefüllt, so dass dieser Hohlcylinder zugleich eine mechanische Bedeutung hat. Umgeben wird er von einer C-förmig verdickten Schutzscheide. Die Rinde besteht aus verdickten Parenchymzellen und geht gegen aussen zu allmählich in einen mehr oder weniger breiten, subepidermalen Bastring über, dessen Zellen sehr stark verdickt und porenreich sind. Ueber die Massverhältnisse der verschiedenen Gewebecomplexe auf dem Wurzelquerschnitt geben folgende Zahlen Aufschluss. Eine sehr kräftig gebaute Wurzel besitzt im ausgetrockneten Zustande knapp über dem Erdboden einen Radius von durchschnittlich 2 Millim. Die Dicke des subepidermalen Bastringes beträgt 0,3—0,6 Millim., jene der ganzen Rinde (inclusive Bastring) 1,1 Millim., die des Fibrovasalringes 0,3 Millim. Der Radius der Markhöhlung ist 0,6 Millim. lang. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass der innere Hohlcylinder eine mehr axile als peripherische Lage besitzt.

Das mechanische System der Stützwurzeln von *Zea Mais* besteht demnach aus zwei Hohlcylindern. Der äussere besteht bloss aus Bastgewebe und bedingt hauptsächlich die Säulenfestigkeit des Organs. Der innere enthält die Mestomelemente und dient in erster Linie zur Herstellung der Zugfestigkeit. Im Allgemeinen muss aber aus dem anatomischen Bau dieser Stützwurzeln gefolgert werden, dass sie mehr als säulenfeste, denn als zugfeste Constructionen fungiren, da sonst nicht einzusehen wäre, weshalb sich der meist solide Fibrovasalcylinder in diesen Wurzeln zu einem Hohlcylinder erweitert hat, welcher bloss ein zartwandiges, leicht verschrumpfendes Markgewebe umgiebt.

Die soeben geschilderten Organe kommen nicht bloss beim Mais vor.

Ganz ähnlich gebaute Stützwurzeln lassen sich auch an den verschiedenen *Sorghum*-Arten und anderen stark gebauten, hohen Gramineenformen beobachten.

In ganz anderer Weise sind die Stützwurzeln von ***Pandanus*** ihrer Doppelfunction angepasst. Den inneren Theil ihres Querschnittes nehmen zahlreiche Gefässbündel mit starken Bastbekleidungen ein und in das Rindengewebe sind zahlreiche grössere und kleinere Bastbündel eingestreut. Das mechanische System vertheilt sich also gleichmässig über den ganzen Querschnitt und nur die Combination von Zug und Druck lässt diese Vertheilung des Materials begründet erscheinen[1]).

Zu den strebefest gebauten Organen sind schliesslich noch die geraden Stacheln und Dornen zu rechnen; bei den Monocotylen *(Agave americana, Chamaerops humilis, Livistona sinensis)* besitzen sie nach SCHWENDENER (l. c. pag. 132 durchgehends, dem mechanischen Princip entsprechend, einen starken subepidermalen Bastring.

D. Herstellung der Schubfestigkeit.

Wenn mechanische Kräfte auf einen Körper in der Art einwirken, dass sie seine kleinsten Theilchen auf einander zu verschieben trachten, so pflegt man dieselben als scheerende Kräfte zu bezeichnen und diejenige Festigkeit des Körpers, welche den Scheerkräften Widerstand leistet, und das wechselseitige Vorbeigleiten der kleinsten Theilchen hindert, heisst Schubfestigkeit. Bei jeder Biegung eines cylindrischen oder flächenförmigen Organs treten Scheerkräfte auf, welche aber bei einfachen Biegungen ziemlich belanglos sind und keine besonderen Einrichtungen zur Herstellung der Schubfestigkeit nothwendig machen. Wenn aber solche Einrichtungen trotzdem, namentlich an flächenförmigen Organen, zur Ausbildung gelangen, so geschieht dies deshalb, weil bei starker Luft- oder Wasserströmung die Inanspruchnahme auf Schubfestigkeit eine wesentliche Steigerung erfährt. Ein im Winde flatterndes Laubblatt ist Scheerkräften ausgesetzt, welche senkrecht zu seiner Flächenausdehnung wirken und es zu zerfetzen drohen. Um dieser Gefahr wirksam zu begegnen, müssen offenbar die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit dienenden Träger durch möglichst zahlreiche Querverbindungen fest miteinander verkoppelt sein. Dies geschieht nun durch die schon bei früherer Gelegenheit erwähnten Gefässbündelanastomosen, welche in monocotylen und dicotylen Blättern ein reiches Netzwerk bilden, und namentlich an den durch Naturselbstdruck gewonnenen Abbildungen stets auf das Deutlichste hervortreten.

Besonders wirksamer Schutzeinrichtungen bedürfen natürlich die Blattränder, welche der Gefahr des Einreissens am ehesten unterliegen. Im einfachsten Falle besitzen die Epidermiszellen des Blattrandes dickere Aussenwandungen, als diejenigen der Spreite; die Membransubstanz zeigt nicht selten durch ihr optisches Verhalten und durch Gelbfärbung nach Behandlung mit Kalilauge, ihre Verwandtschaft mit der zum Aufbau der Bastzellmembranen verwendeten Cellulosemodification. Nur verhältnissmässig selten begnügt sich die Pflanze mit dieser rein epidermoidalen Verstärkung des Blattrandes. Gewöhnlich werden auch subepidermale Zellschichten dazu verwendet, welche entweder in Form von schwach verdickten Collenchymzellen (Aroideen), oder als wohlausgebildete Bastbündel erscheinen. Die Querschnittsform dieser zum Schutze des Blattrandes dienenden Baststränge kann eine sehr verschiedenartige sein. Wenn der Blattrand eine scharfe Kante

[1]) Vergl. SCHWENDENER, Mechanisches Princip, pag. 131 u. 132.

bildet, so gleicht der subepidermale Bastbeleg im Querschnitt häufig einer Pfeilspitze, wie z. B. bei den Irisarten, bei *Eryngium* etc. Bei mehr abgerundetem Blattrande ist der Stereombeleg gewöhnlich sichel- oder halbmondförmig (*Eucalyptus sp.*, Fig. 15 C.) oder er löst sich bisweilen in mehrere kleine Bündel auf, welche unregelmässig geformt und ungleich stark sind. Bei der Dattelpalme sind die Blattfiedern an beiden Rändern wie abgeschnitten und ebenso dick wie in der Mitte der Spreite. Die Fieder besitzt derart ziemlich ebene Seitenflächen, welche ebenso breit sind, als das Blatt dick ist und von welchen in der Mittellinie je ein

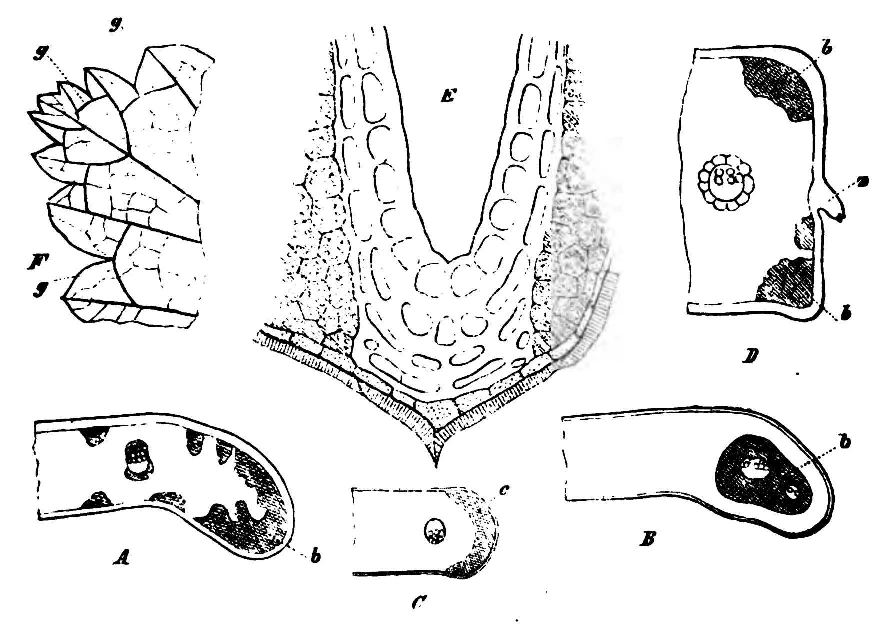


Fig. 15. (B. 274.)

Mechanische Einrichtungen zum Schutze des Blattrandes. A—D Querschnitte durch Blattränder; A *Theophrasta Jussieui* mit einem unregelmässig contourirten subepidermalen Rand-Bastbündel (b). B *Theophrasta imperialis*; das Rand-Bastbündel (b) ist von der Epidermis durch einige Parenchymzelllagen getrennt; in dasselbe sind zwei Mestombündel eingebettet. C *Eucalyptus sp.*; c subepidermale Collenchymsichel. D *Phoenix dactylifera*. Rand einer Blattfieder; in der oberen und unteren Kante ein Bastbündel (b): bei z der Rest des Mittelstreifens, welcher den Zusammenhang mit der benachbarten Blattfieder herstellte. E Längsschnitt durch das sichelförmige mechanische Gewebe in einer Ecke zwischen zwei Blattzähnen von *Sanguisorba carnea*, welches das Einreissen der Blattspreite verhütet. Das mechanische Gewebe sitzt gegen innen einem querüber gespannten Leitbündel auf, von welchem in der Figur bloss die Parenchymscheide und eine Tracheïdenreihe dargestellt sind. F Theil einer Laubblattspreite von *Ribes rubrum*. Durch querüber gespannte Gefässbündel wird das Einreissen der Blattspreite verhindert.

schmaler vertrockneter Gewebestreifen vorspringt (Fig. 15 D z). Dieser im Querschnitt zäpfchenförmige Streifen repräsentirt den Rest des Verbindungs-Gewebes zwischen zwei benachbarten Blattfiedern, welche bekanntlich erst durch eine nachträgliche Spaltung von einander getrennt werden. Die Zellen dieses Gewebestreifens sind klein, ihre Wandungen verdickt und allem Anscheine nach auch cuticularisirt. In den Winkeln, welche die Seitenfläche der Fieder mit der oberen und unteren Blattfläche einschliesst, befindet sich je ein starkes Bastbündel; so kommt es, dass die beiden stärksten subepidermalen Träger der ganzen Blattfieder zugleich als mechanische Einrichtung zum Schutze des Blattrandes fungiren. —

Nicht immer sind die Bastbündel des Blattrandes streng subepidermal gelagert. Zuweilen werden dieselben von der Epidermis durch einige chlorophyllführende Parenchymzelllagen getrennt, in welchem Falle gewöhnlich das den »Randnerv« bildende Mestombündel dem Baststrange seitlich anliegt oder in denselben eingebettet ist (*Theophrasta imperialis* Fig. 15 B). Schliesslich kommt es auch häufig vor, dass sich subepidermale Bastbündel mit den verstärkten Randnerven combiniren, in welchem Falle wieder die verschiedenartigsten Querschnittformen auftreten können.

Wenn das Blatt ganzrandig ist, so sind die besprochenen Einrichtungen ringsum von ziemlich gleicher Ausbildung. Bei gebuchtetem, gekerbtem oder gesägtem Blattrande stellt sich dagegen häufig die Nothwendigkeit heraus, die der Gefahr des Einreissens besonders ausgesetzten Einschnitte zwischen den einzelnen Lappen und Zähnen noch auf besondere Weise zu schützen. Zu diesem Behufe dienen häufig starke Mestomanastomosen, welche derart querüber gespannt werden, dass sie die Winkel zwischen den Blattzähnen nahezu tangiren. Solche Querverspannungen sind namentlich bei verschiedenen *Ribes*-Arten schön ausgebildet. (*Ribes rubrum* Fig. 15 F gg). In anderen Fällen wird der Grund jedes Einschnittes von einem sichelförmig gekrümmten Belege umfasst, welcher aus starkverdickten, collenchym- oder hornartig verdickten Zellen besteht. Bei verschiedenen *Poterium*- und *Sanguisorba*-Arten (Fig. 15 E) sind diese Sicheln von besonders deutlicher Differenzirung. Die Verdickung der parallel zum Blattrande gestreckten farblosen Zellen ist ebenso auffallend wie ihre scharfe Abgrenzung gegen das benachbarte Chlorophyllparenchym. Nach innen zu stützt sich diese Sichel häufig auf eine querüber gespannte Mestomanastomose.

IV. Die Beziehungen des mechanischen Systems zu den übrigen Gewebesystemen.

1. Die Beziehungen zum Hautsystem. Wie wir im vorigen Abschnitte wiederholt gesehen haben, führt die peripherische Lagerung des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen sehr häufig zu einem unmittelbaren Contact des Bastes oder Collenchymgewebes mit der Epidermis. Es kann nicht überraschen, dass diese so nahen räumlichen Beziehungen auf die Ausbildung der Epidermis nicht ohne Einfluss bleiben. In den verschiedensten Abstufungen wird die Oberhaut zu einer Verstärkung des subepidermalen Bastes oder Collenchyms herangezogen und am Ende dieser Stufenreihe sehen wir die Epidermis ihren anatomischen Charakter als Hautgewebe aufgeben und vollständig zu mechanischem Gewebe werden. Allein auch ohne das Vorhandensein solcher räumlichen Beziehungen zwischen Haut- und Skeletsystem ergiebt sich häufig schon aus der blossen Herrschaft des mechanischen Princips eine Verwendung der Epidermis zu mechanischen Zwecken. Denn je peripherischer eine Zellschicht in biegungsfesten Organen gelegen ist, desto mehr verlohnt es sich für die Pflanze, ihre Metamorphose in mechanisches Gewebe anzustreben. Vorausgesetzt natürlich, dass nicht noch schwerer wiegende physiologische Momente dagegen sprechen. Von diesem Gesichtspunkte aus hat man z. B. die collenchymatische Verdickung der Epidermiszellwandungen in den Blättern vieler Liliaceen, namentlich der *Allium*-Arten, aufzufassen; ferner die sklerotische Verdickung und Verholzung der Epidermiszellen an den nicht grünen Hochblättern von *Papyrus antiquorum* und an den Spelzen verschiedener *Cyperus*-Arten. Derartige Vorkommnisse liessen sich noch viele aufzählen. An dieser Stelle soll nur noch der vollständige Anschluss der Epider-

mis an das mechanische System der Halme verschiedener Gräser erwähnt werden, welcher zu einer vollständigen Metamorphose der Epidermiszellen in Stereïden führt[1]). Die Bastrippen verschiedener *Bromus*-Arten und die Bastringe in den von den Blattscheiden bedeckten Halmstücken der *Melica*-Arten sind nach aussen durch eine Zelllage abgegrenzt, welche von stark verdickten, prosenchymatisch zugespitzten und mit linksschiefen, spaltenförmigen Poren versehenen Zellen gebildet wird; dieselben sind demnach als echte Bastzellen zu bezeichnen. Solche Vorkommnisse beschränken sich nicht bloss auf Phanerogamen. Im Blatte der Farnspecies *Aneimia densa* werden die beiden Gurtungen der Iförmigen Träger sogar ausschliesslich von solchen »epidermoïdalen« Bastzellen gebildet.

Einer ganz anderen Reihe von Beziehungen des mechanischen Systems zur Epidermis gehört die Erscheinung an, dass unter der Oberhaut bisweilen eine einzige continuirliche Bastzelllage auftritt, von welcher sich nicht behaupten lässt, dass sie in erster Linie zur Herstellung der Festigkeit des ganzen Organs dient, weil dieser Zweck durch andere mechanische Einrichtungen erreicht wird. Solche subepidermale Bastbelege kommen in den Blättern verschiedener Coniferen vor und sind in neuerer Zeit von TSCHIRCH auch im Blatte von *Kingia australis* aufgefunden worden. Man wird nicht fehlgehen, wenn man in dieser Einrichtung eine Versteifung der Epidermis erblickt, welche für die genannten Pflanzen, deren Blätter sehr wechselnden klimatischen Verhältnissen ausgesetzt sind, entschieden vortheilhaft ist.

Von den entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen des Collenchyms zum Phellogen wurde bereits bei früheren Gelegenheiten gesprochen, und auf die Bedeutung von Baststrängen in der Borke soll hier nur nochmals kurz verwiesen werden.

2. Die Beziehungen zum Assimilationssystem. Weil die Production organischer Substanz aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers bekanntlich nur bei hinreichender Beleuchtung stattfindet, so strebt das assimilirende Chlorophyllparenchym nach einer möglichst peripherischen Lagerung; es geräth dadurch in Conflict mit dem mechanischen System, welches in biegungsfesten Organen ja gleichfalls eine peripherische Zone für sich beansprucht. »In diesem Widerstreit der Bedürfnisse, sagt SCHWENDENER (l. c. pag. 105), bleiben zwei Auswege offen. Entweder die beiden Principien theilen sich in dem Raume zunächst der Oberfläche . . . . oder die Ansprüche der Assimilation wiegen vor und die mechanischen Zellen treten um eine Stufe zurück.« Sehr lehrreich ist das Verhältniss der beiden Systeme in den Halmen der Gräser, deren Internodien theilweise von den Blattscheiden umhüllt sind. In den unbedeckten, günstig beleuchteten Halmabschnitten drängt das grüne Rindengewebe den Bastring zurück. In den bedeckten Theilen dagegen wird die Rinde als assimilirendes Gewebe der mangelhaften Beleuchtung wegen werthlos und der Bastring verdrängt sie beinahe vollständig.

Neben diesem Conflicte zwischen beiden Systemen giebt es auch noch andere auf gegenseitiger Förderung beruhende Beziehungen. Dieselben sind schon bei früheren Gelegenheiten erwähnt worden. Wir kennen bereits jene druckfesten Einrichtungen in den Blättern der Proteaceen und von *Kingia australis*, welche das zarte Pallisadengewebe vortrefflich gegen Druck und Zerrung schützen und erinnern uns andererseits auch jener Anordnung der gestreckten Assimilationszellen in Curven des grössten Druckes, durch welche in *Juncus*-Halmen die

[1]) Vergl. G. HABERLANDT, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems. Leipzig 1879. pag. 67 ff.

Festigkeit der ganzen Construction nicht unwesentlich gesteigert wird. — Schliesslich wäre an dieser Stelle auch noch der Assimilationsthätigkeit mancher Collenchymstränge zu gedenken, welche durch ihren bescheidenen Chlorophyllgehalt zu dieser Nebenfunction befähigt sind.

3. Die Beziehungen zum Leitungssystem. Schon wiederholt wurde in dieser Abhandlung auf die verschiedenen Beziehungen des mechanischen Systems zu den Leitbündeln hingewiesen. Die Rolle der letzteren als »Mestombündel«, als Träger-Füllungen ist uns hinreichend bekannt, ebenso der »lokalmechanische« Schutz, welchen die Bastbelege den Leitbündeln gewähren. Namentlich ist es der zarte, eiweissleitende Theil derselben, das Leptom, welches solcher fester Schienen bedarf, um nicht zerdrückt zu werden. In den Blattstielen verschiedener Palmen sind diese Bastschienen, wie neuerdings Kny gezeigt hat, mit leistenförmigen Fortsätzen versehen, welche, nach innen vorspringend, das Leptom in 2 oder mehrere Gruppen theilen und dasselbe in ähnlicher Weise gegen Druck schützen, wie die Strebewände des Blattes von *Kingia australis* das Pallisadengewebe. Die lokal-mechanische Bedeutung solcher Bastbelege ergiebt sich übrigens nicht bloss aus der Schutzbedürftigkeit der Leitbündel, sondern auch aus der häufig ganz irrationellen Lagerung, welche diesen Baststrängen als Bestandtheilen einer biegungs- oder zugfesten Construction angewiesen wäre. Bei *Scirpus Holoschoenus* konnte ich auch einen entwicklungsgeschichtlichen Beweis für die Richtigkeit der in Rede stehenden Auffassung führen, indem ich nachwies, dass die kleinen Bastsicheln auf der Leptomseite der grossen Leitbündel des Blattes aus dem Coleogen hervorgehen, d. i. aus dem Bildungsgewebe der dickwandigen Schutzscheide, welche das ganze Bündel als steifes Rohr umgiebt.

Bei den Dicotylen, welche Dickenwachsthum zeigen, bietet der primäre Bastbeleg des Leptoms für die Dauer häufig nur einen ungenügenden Schutz. In dem Maasse als die Dicke der Leptomschicht zunimmt, werden deshalb nach gewissen Intervallen neue Bastplatten gebildet und vorgeschoben, zwischen welchen dann das secundäre Leptom eine geschützte Lage einnimmt. (*Tilia*, *Vitis*, *Juglans*, *Quercus Robur*, *Castanea* etc.)

Eine direkte Beziehung des mechanischen Systems zur Stoffleitung besteht darin, dass seine Elemente in einer bestimmten Ausbildung zur Leitung des Wassers geeignet sind und auch hierzu verwendet werden. Es sind dies die Libriformzellen des dicotylen Holzkörpers; doch ist schon hier zu erwähnen, dass die dickwandigen Herbstholzzellen, deren mechanische Bedeutung prononcirter ist, ein bedeutend geringeres Wasserleitungsvermögen besitzen, als die dünnwandigen Zellen des Frühlingsholzes. Die typischen Bastzellen sind zu dieser Function ganz ungeeignet. Man darf also den auch für die Elemente des Holzes der Dicotylen geltenden Satz aussprechen, dass die mechanischen Zellen der Function der Stoffleitung um so weniger angepasst sind, je typischer sie als Stereïden ausgebildet erscheinen.

V. Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems.

Sowie das Hautsystem kann auch das Skelet der Pflanzen aus sämmtlichen drei Bildungsgeweben der Vegetationsspitze hervorgehen. Es gilt diese Entstehungsweise sowol für den Bast, wie auch für das Collenchym, so dass zwischen

[1]) Kny, Ueber einige Abweichungen im Baue des Leitbündels der Monocotyledonen. Berlin 1881

diesen beiden Hauptformen des Stereoms auch eine vollständige entwicklungsgeschichtliche Homologie herrscht.[1])

1. Entstehung des Stereoms aus dem Cambium. In weitaus den meisten Fällen gehen die mechanischen Gewebe als prosenchymatische Gewebemassen aus jenem Bildungsgewebe hervor, welches sich durch die gestreckte, spindelförmige Gestalt seiner englumigen Elemente auszeichnet uud seit NÄGELI den Namen »Cambium« führt. Dieses Bildungsgewebe wird in der Vegetationsspitze und in den jüngsten Internodien meist dort angelegt, wo später im ausgebildeten Organe prosenchymatische und strangförmige Gewebe auftreten sollen, nämlich Skelet- und Mestombündel. Man würde aber einen entschiedenen Fehlgriff thun, wenn man deshalb die Cambiumstränge einfach als junge, unausgebildete Skelet- und Mestomstränge betrachten wollte. Denn nicht alles Cambium wird zum Aufbau dieser beiden Systeme verwendet, und letztere sind ihrerseits nicht immer bloss cambialen Ursprungs.

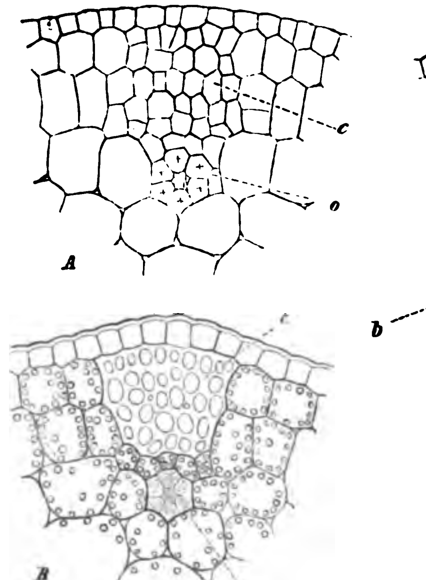
Die isolirten Bast- und Collenchymbündel gehen meistens aus gleichfalls isolirten Cambiumsträngen hervor. Dies gilt sowol für subepidermale wie für tiefer liegende Skeletstränge (Bast bei *Scirpus Holoschoenus*, *Typha latifolia*, *Phoenix dactylifera* etc., Collenchym bei *Salvia officinalis*. *Cucurbita Pepo* etc.) Wenn das mechanische System einen Hohlcylinder bildet, welcher keine Beziehungen zu den Mestombündeln zeigt, so ist der entsprechende Cambiumring meist gleichfalls von gesonderter Anlage; (als Beispiele nenne ich den peripherischen Bastring in den Rhizomen von *Carex*-Arten und den subcorticalen Bastring im Stengel von *Cucurbita Pepo* etc.) Neben dieser isolirten Anlage kommt es aber nicht selten vor, dass wenn auch das mechanische System im ausgebildeten Zustande selbständige Bündel oder Ringe vorstellt, die Anlage derselben dennoch gemeinschaftlich mit Mestomsträngen erfolgt. Dieser eigenthümliche Entwickelungsvorgang wird am besten durch einige Beispiele erläutert werden. Bei *Juncus glaucus* bestehen die grossen Hauptträger, wie bereits oben beschrieben wurde, aus einer subepidermalen Bastrippe als äusserer und einer starken Bastsichel als innerer Gurtung, zwischen welchen von aussen nach innen zunächst Parenchym liegt, dann ein Luftkanal, dann wieder Parenchym, eine lokalmechanische Bastsichel und schliesslich ein grosser Mestomstrang. Dieser ganze Gewebecomplex geht aus einem einzigen subepidermalen Cambiumbündel hervor, welches tief in das Grundparenchym einspringt und im Querschnitte sanduhrförmig aussieht. (Fig. 8 D) Während in den inneren und äusseren Partien dieses Cambiumbündels die Längstheilungen der Zellen fortdauern, hören sie in der eingeschnürten Mittelpartie bald gänzlich auf, die Zellen werden weiter, theilen sich durch häufige Querwände und werden so allmählich zu Parenchymgewebe, welches von NÄGELI seines cambialen, beziehungsweise secundären Ursprungs halber als Epen bezeichnet wird. Durch die Entstehung dieses Epens ist das ursprüngliche Cambiumbündel in zwei einander opponirte Stränge gespalten worden, von welchen sich nun jeder nach seiner Isolirung selbständig weiter entwickelt. Der äussere wird zur subepidermalen Bastrippe, der innere zum Mestombündel mit seinen beiden Bastbelegen. Im Epenparenchym entsteht dann noch nachträglich der grosse Luftkanal. — Die gemeinschaftliche Anlage der einzelnen Trägerbestandtheile

[1]) Die nachfolgenden Auseinandersetzungen basiren hauptsächlich auf 2 Abhandlungen: G. HABERLANDT, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems, Leipzig 1879; und H. AMBRONN, Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Bot. Bd. XII. 1881.

wird übrigens schon durch den Bau der Halmspitze nahegelegt. Hier fehlt das Epenparenchym und der Luftkanal zwischen den Gurtungen meist vollständig; die subepidermale Bastrippe reicht bis zum Mestombündel (Fig. 8 C). Der gemeinschaftliche Cambiumstrang hat sich demnach in der schwächeren Halmspitze nicht gespalten, die Epenbildung unterblieb und das ganze Cambiumbündel entwickelte sich zu prosenchymatischem Dauergewebe, zu Bast und zu Mestom.

In ähnlicher Weise erfolgt bei verschiedenen Caryophylleen *(Lychnis, Melandryum, Dianthus, Saponaria)* die Anlage des Bastringes und der Mestombündel gemeinschaftlich durch einen einzigen Cambiumring. Derselbe spaltet sich später, indem eine mittlere Zone zu Epen wird, in einen äusseren Bastcambiumring und in einen inneren Kreis von Bändern und Bündeln aus Mestomcambium.

Eine derartige gemeinschaftliche Anlage und nachträgliche Trennung gilt nach AMBRONNS Untersuchungen auch für Collenchym und Mestom und ist sogar in den Familien der Araceen, Umbelliferen und Pipereen sehr häufig. Eine bemerkenswerthe Thatsache ist es, dass bei dem Umbelliferen auch die Oelgänge



(B. 275.) Fig. 16.

A Gemeinsame Anlage eines subepidermalen Collenchymbündels und eines demselben opponirten Oelganges. c Collenchymcambium, o junges Epithel des Oelganges. B Collenchymbündel und Oelgang im ausgebildeten Zustande; c Collenchym, o Epithel des Oelganges; dazwischen das aus einer Zelllage bestehende Epenparenchym.

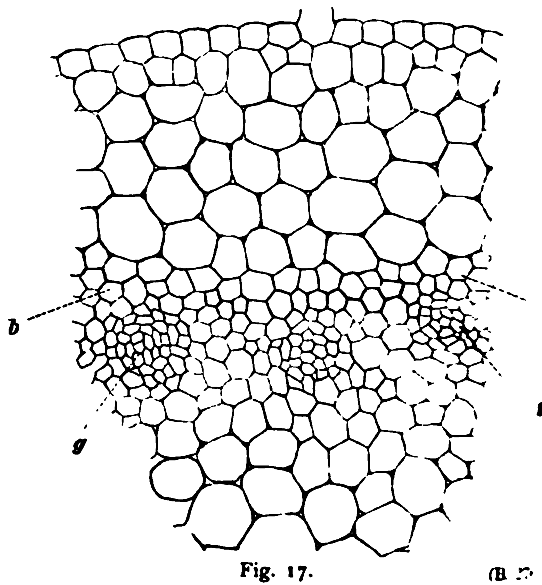


Fig. 17. (B. …)

Entstehung des Bastringes und der an seine Innenseite sich anlehnenden Gefässbündel im Blüthenschafte von *Primula sinensis;* b Bastcambium, g Gefässbündelanlage (Mestomcambiumstränge).

nicht selten gemeinschaftlich mit dem Collenchym angelegt werden. Im Blattstiele von *Sium latifolium* treten kleine subepidermale Collenchymbündel auf, welchen nach innen je ein Oelgang opponirt ist. Dazwischen befindet sich Parenchym in der Stärke von ein bis mehreren Zelllagen. Der Oelgang wird im Querschnitt von 5—6 kranzförmig angeordneten Epithelzellen umgeben, welche sich durch Inhalt und Kleinheit von den umgebenden Parenchymzellen scharf differenziren. In den frühesten Entwickelungsstadien ist ein einziges Cambiumbündel vorhanden, in welchem sich an der Innengrenze vor Allem der Oelgang differenzirt. Das Epithel desselben ist bereits deutlich erkennbar bevor noch im Collenchymcambium

die geringste Verdickung der Zellwandungen bemerkbar ist. Zwischen Oelgang und Collenchymcambium wird gewöhnlich eine Zelllage zu Epenparenchym und damit ist die Trennung des Collenchyms vom Oelgange durchgeführt. —

Wenn die mechanischen Gewebestränge, wie dies so häufig vorkommt, mit den Gefässbündeln vereintläufig sind, und mit diesen »Fibrovasalstränge« bilden, dann ist die Anlage derselben fast ausnahmslos eine gemeinschaftliche. Es wird ein durchweg gleichartiges Cambiumbündel, beziehungsweise ein Cambiumring gebildet, aus welchem sich die Elemente des mechanischen und des stoffleitenden Systems den Bedürfnissen der Pflanze entsprechend herausmodelliren. Häufig kommt es vor, dass in jenen Partien des Cambiums, aus welchen Gefässbündel werden sollen, die Längstheilungen noch länger fortdauern; so verhält es sich z. B. im Blüthenschafte von *Primula sinensis*, wo aus dem »primären« Cambiumringe ein Bastring wird, während die demselben innenseitig angelegten Mestombündel aus gewissermassen secundären Cambiumbündeln entstehen (Fig. 17).

Schliesslich wäre hier noch auf einen wichtigen Unterschied aufmerksam zu machen, welcher zwischen Stereom und Mestom in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht besteht. Während das Bastcambium auf seinem ganzen Querschnitte gleich schnell oder doch nahezu gleich schnell zu Dauergewebe wird, beginnt die Ausbildung des Mestomcambiums gewöhnlich an zwei oder mehreren bestimmten Punkten des Querschnittes und schreitet von hier aus allmählich weiter fort. Das erstere entwickelt sich simultan, das letztere succedan zu Dauergewebe.

2. Entstehung des Stereoms aus dem Protoderm. Wie bereits im

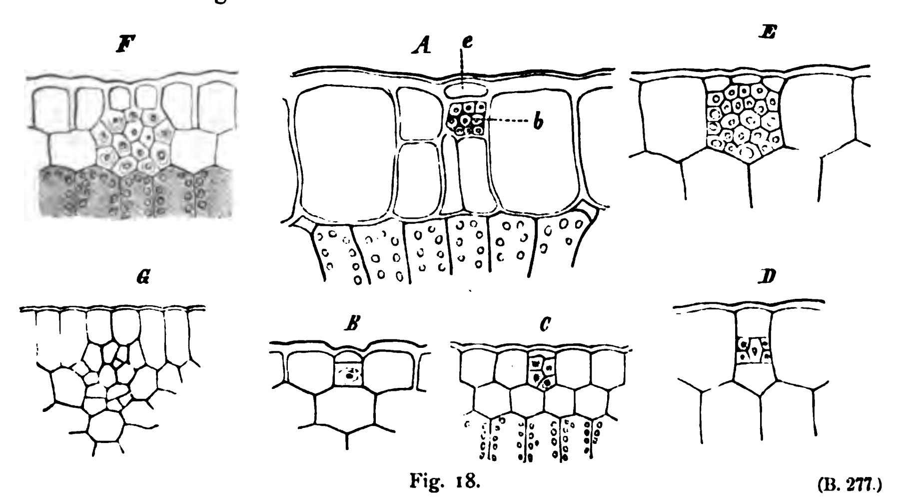
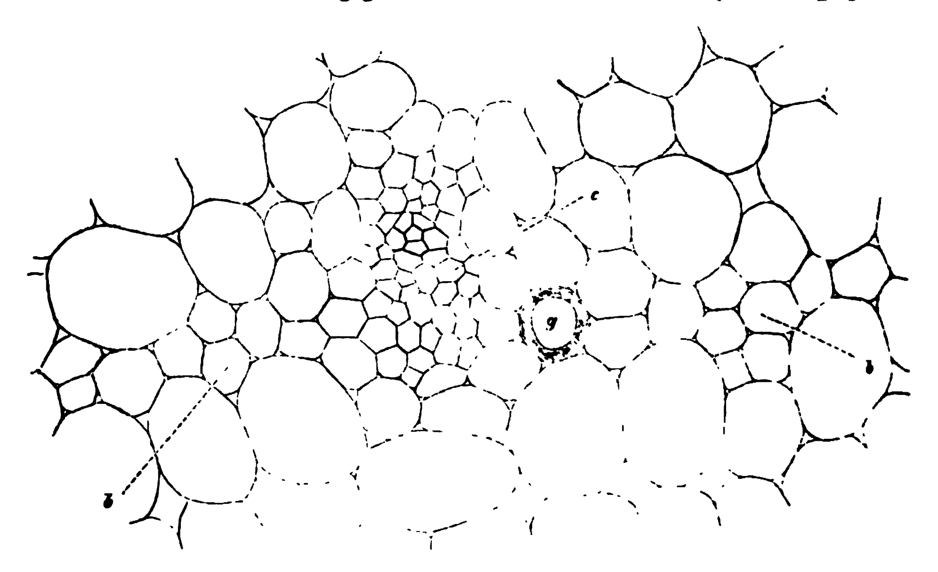


Fig. 18. (B. 277.)

Protodermale Bastbündel im Querschnitt. A *Cyperus glaber*; Laubblattoberseite; b Bastbündel, e secundäre Epidermiszelle. B *Cyperus glomeratus*. Protodermale Bastzelle von der Unterseite eines schwachen Hochblattes; darüber die secundäre Epidermiszelle. C—G *Papyrus antiquorum*; C Bastbündel der Hochblatt-Unterseite. D Hochblatt-Oberseite; das Bastbündel ist aus einem herausgeschnittenen Mittelstücke der schmalen Protodermzelle entstanden. E Hochblatt-Oberseite, fast die ganze Protodermzelle ist zu Bast geworden; derselbe wird bloss von 3 niederen secundären Epidermiszellen bedeckt. F peripherisches Bastbündel aus dem Schafte, welches in seiner oberen Querschnittshälfte protodermalen, in seiner unteren Hälfte grundparenchymatischen Ursprungs ist. G ein solches Bündel im cambialen Stadium.

vorigen Abschnitte erwähnt wurde, schliesst sich die Epidermis nicht selten an subepidermale Bastbündel vollständig an und metamorphosirt sich in typische Stereïden. Man hat sich nun nicht etwa vorzustellen, als ob diese Metamorphose

an jedem Individuum sich vollzöge; dieselbe ist vielmehr in dem Sinne aufzufassen, dass jenes Bildungsgewebe, welches bei den Vorfahren der betreffenden Species ausschliesslich zur Bildung der Epidermis verwendet wurde, nunmehr an den betreffenden Stellen statt Oberhautzellen typische Bastzellen bildet. Dieses Bildungsgewebe ist das Protoderm. Seine Zellen können sich entweder ohne vorherige Tangentialtheilungen zu Bastzellen entwickeln, in welchem Falle der betreffende Baststrang unmittelbar bis zur Oberfläche des Organs vorrückt, oder es werden nach vorausgegangenen Tangentialtheilungen bloss die inneren Tochterzellen des Protoderms zu Bastgewebe, die äusseren dagegen zu secundären Epidermiszellen. Auf diese Weise kommt es in den Blättern verschiedener Cyperaceen, namentlich der *Cyperus*-Arten (*C. vegetus, longus, glaber, glomeratus* etc.) zur Bildung vollständiger kleiner Cambiumstränge[1]), welche im Protoderm verlaufen und zu normalen Baststrängen werden. An der Bildung dieser protodermalen Cambiumbündel betheiligt sich (im Querschnitt betrachtet) entweder bloss eine einzige Zelle, beziehungsweise Zellreihe, oder es vereinigen sich mehrere benachbarte Zellen zu diesem Zwecke. Auf nähere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die Abbildungen (Fig. 15 A—G) und auf meine »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems« (pag. 12 ff.).



(B. 278.) Fig. 19.

Entstehung des Bastringes und eines denselben unterbrechenden Gefässbündels im Blüthenschafte von *Hyacinthus orientalis*; b grundparenchymatische Anlage des Bastringes; c Mestomcambium; g erstes Gefäss.

Von Interesse ist es, dass bei manchen Pflanzen, z. B. im Schafte von *Papyrus antiquorum*, die peripherischen Bastbündel an der Grenze zwischen Protoderm und Grundparenchym entstehen, so dass sich beide Bildungsgewebe an der Anlage eines Cambiumbündels betheiligen. (Fig 15 F und G.)

Wie der Bast kann auch das Collenchym aus tangential ungetheilten Protodermzellen hervorgehen, wie z. B. im Blüthenschafte von *Allium ursinum*; durch wiederholte Tangentialtheilung des Protoderms wird der äussere Theil des subepidermalen Collenchymringes von *Peperomia latifolia* angelegt.

[1]) Strenge genommen sind dieselben als Folgecambium zu bezeichnen.

3. Entstehung des Stereoms aus dem Grundparenchym. Bei verschiedenen Monocotylen, namentlich bei den Liliaceen gehen die Bastringe aus dem Grundparenchym hervor; die Zellen dieses Bildungsgewebes theilen sich zunächst mehrfach und bilden ein secundäres Meristem, welches sowol wegen der Grösse seiner Zellen, als auch namentlich wegen seiner reichlichen Intercellularräume und der häufig fehlenden Zuspitzung seiner Elemente nicht als Cambium betrachtet werden kann.

Noch häufiger geht das Collenchym aus dem Grundparenchym hervor, wobei es gewöhnlich gleichfalls vorerst zur Bildung von secundären Meristemen kommt.

4. Entwickelungsgeschichte der einzelnen Stereide. Für die anatomisch-physiologische Homologie des Bastes und des Collenchyms ist es jedenfalls bedeutsam, dass jede Bastzelle in einem früheren Stadium ihrer Entwickelung Collenchymzelle gewesen ist. Die Ausbildung einer Bastcambiumzelle beginnt nämlich mit einer collenchymatischen Verdickung der Zellkanten und erst später wird die provisorische Collenchymzelle zu einem jungen Bastelemente; dies geschieht derart, dass bloss die innerste, ein dünnes Häutchen bildende Wandschicht gleichmässig in die Dicke wächst und so zur Bastzellmembran wird, während die Collenchymzellwandungen allmählich resorbirt werden oder theilweise als Intercellularsubstanz zwischen den Bastzellen erhalten bleiben. Dieses collenchymatische Uebergangsstadium des Bastes ist aus einem doppelten Grunde vortheilhaft. Erstens gewinnt die Pflanze dabei eine Stütze für ihren interkalaren Aufbau, welche nicht selten allein ausreichen muss und zweitens wird dadurch eine am ganzen Querschnitte des Bündels gleichmässige Verdickung der Bastzellmembranen erleichtert, indem für jede einzelne Bastzelle ein nicht geringer Theil der Baustoffe bereits in den verdickten Zellwandungen der betreffenden Collenchymzellen deponirt ist, welche auch thatsächlich mehr oder weniger vollständig resorbirt werden. —

Das Längenwachsthum der Bastzellen ist grösstentheils ein »passives«, indem dasselbe nach Maassgabe der interkalaren Streckung des ganzen Organs erfolgt. Nach von mir angestellten vergleichenden Messungen zeigen aber die Bastzellen mancher Pflanzen auch ein selbständiges Spitzenwachsthum, welches z. B. bei *Vinca major* eine Verlängerung der Zellen um ca. 11% zur Folge hat, wenn die bloss durch passives Wachsthum erreichte Länge = 100 gesetzt wird. Auch von den Collenchymzellen ist es wahrscheinlich, dass sie z. Th. durch actives Wachsthum länger werden.

Viertes Kapitel.

Das Ernährungssystem.

Das wichtigste und in seinen Functionen vielseitigste Gewebesystem ist zweifellos jenes, welchem die Ernährung (im weitesten Sinne des Wortes) übertragen ist. Die ersten Anfänge einer Gewebedifferenzirung, wie solche schon bei den Algen (den Florideen und Phäosporeen) zu beobachten sind, bezwecken eine Theilung der ernährungs-physiologischen Arbeit, welche bei allen mehrzelligen Organismen alsbald zu einem unabweislichen Bedürfnisse wird. Es ist eben nicht jede einzelne Zelle im Stande, sich in vollkommen ausreichendem Maasse selbst zu ernähren, schon deshalb nicht, weil je nach dem Platze, welcher der Zelle im Organismus zugewiesen ist, die äusseren Bedingungen der Er-

nährung sich bald günstig, bald ungünstig gestalten. Schon der Gegensatz zwischen innerer und peripherischer Lage bedingt wegen ungleicher Zufuhr von Nahr-stoffen und der ungleichen Durchleuchtungsverhältnisse einen solchen Unterschied. Dazu kommt dann noch der sehr wesentliche Umstand, dass nicht alle Zellen hinsichtlich der Ernährung die gleichen Ansprüche stellen. Die im Dienste der Fortpflanzung stehenden Zellen, welche Schwärmsporen, Eizellen und Spermato-zoïden bilden, beanspruchen hierzu eine solche Menge plastischer Bildungs-stoffe, dass sie dieselben unmöglich selbst zu produciren im Stande sind. Bei höher entwickelten Pflanzen, welche bereits ein mechanisches System besitzen, sind die einzelnen Elemente desselben nicht im Stande die zur Herstellung der verdickten Wandungen nothwendigen Baustoffe selbst zu erzeugen. Solcher Bei-spiele liessen sich natürlich noch viele anführen. —

Schon aus diesen kurzen, aphoristischen Bemerkungen ergiebt sich die Nothwendigkeit einer Dreitheilung des Ernährungssystems. Wo die Bedingungen der Nährstoffaufnahme am günstigsten sind, hat sich ein Absorptionsgewebe zu entwickeln. Dieses Untersystem nimmt mehr Nährstoffe auf, als es selbst zu assimiliren im Stande ist, sofern ihm diese Fähigkeit überhaupt zukommt. Wenn ferner zahlreiche Zellen die für ihr Wachsthum und ihre Function nothwendigen Baustoffe nicht in ausreichender Menge selbst zu produciren vermögen, so ist es eine selbstverständliche Forderung, dass der Gesammtheit dieser Zellen ein durch entsprechende Mehrproduction von Baustoffen sich auszeichnendes Ge-webe gegenübersteht. Dieses Untersystem wird als Assimilationssystem im weitesten Sinne des Wortes aufzufassen sein. Die beiden genannten Unter-systeme haben bereits eine Translokation der rohen Nährstoffe einerseits und der producirten Baustoffe andererseits zur Voraussetzung. Um diese Translokation mit genügender Schnelligkeit und Vollständigkeit vornehmen zu können wird durch das Princip der Arbeitstheilung die Differenzirung eines besonderen Leitungssystems angestrebt und mehr oder weniger vollständig durchgeführt.

Ausser diesen drei Untersystemen des Ernährungssystems wurden in der Einleitung noch das Durchlüftungs- und das Speichersystem genannt. Das erstere dient vor allem der Athmung, tritt aber auch zur Stoffabsorption und zur Transpiration in nächste Beziehung. Das letztere dagegen ist eine specielle Anpassung an die Ernährungsverhältnisse junger Pflanzen und Pflanzentheile. — In dieser Abhandlung sollen bloss die durch Mannigfaltigkeit der Ausbildung hervorragenden Systeme der Assimilation, der Stoffleitung und der Durchlüftung besprochen werden.

I. Das Assimilationssystem.

In der Pflanzenphysiologie wird der Ausdruck »Assimilation« in einem weiteren und einem engeren Sinne angewendet. Man kann unter der Assimi-lation so wie in der Thierphysiologie alle Stoffmetamorphosen verstehen, durch welche in den Organismus eingeführte Stoffe in nutzbringende Körper verwandelt werden,«[1]) mögen die ersteren organischer oder unorganischer Natur sein. In diesem Sinne sprechen Schleiden, Wiesner, Pfeffer u. A. von der Assimilations-thätigkeit. Man kann aber auch mit Sachs diese Bezeichnung auf den fundamen-talsten und merkwürdigsten aller Assimilationsvorgänge beschränken, nämlich auf die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser unter Ab-scheidung von Sauerstoff. Während im weiteren Sinne des Wortes alle Pflanzen assimiliren, mögen sie Chlorophyll führen oder nicht, ist die Assimilation im

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. B. pag. 187.

engeren Sinne eine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der grünen, chlorophyllhaltigen Gewächse. —

Wenn wir uns an die erste, allgemeinere Definition des Begriffes halten, so kann von einem bestimmten Assimilationssysteme nicht gesprochen werden. Selbst wenn man von der Assimilation jener Nahrungsstoffe absieht, welche nach der Verbrennung des Organismus als Aschenbestandtheile zurückbleiben, und ausschliesslich jene Nährstoffe im Auge behält, welche zur Synthese der Kohlehydrate und Eiweisssubstanzen nothwendig sind, so ist der Begriff des Assimilationssystems deshalb noch immer nicht greifbarer geworden. Nachdem durch das Experiment gezeigt wurde, dass zur Bildung von Eiweisssubstanzen das Chlorophyll entbehrlich ist, kann a priori keiner lebenden Zelle des Pflanzenkörpers, möge sie was immer für einem Gewebesysteme angehören, die Fähigkeit zur Eiweisssynthese abgesprochen werden. Eine andere Frage ist es freilich, ob sich thatsächlich alle lebenden Zellen der Pflanze an der Bildung jener Stickstoffverbindungen gleichmässig betheiligen, oder ob auch in Bezug auf diese wichtige Function das Princip der Arbeitstheilung durchgreift und eine bestimmte Gewebeart κατ' ἐξοχήν als eiweissbildendes Gewebe thätig ist. Letzteres ist zwar wahrscheinlich, aber nicht bewiesen und so bleibt uns bis auf Weiteres nichts Anderes übrig, als lediglich die Production der Kohlehydrate, oder richtiger, die Assimilation in dem oben präcisirten engeren Sinne in's Auge zu fassen und das hierfür bestimmte Gewebe eingehend zu studiren. Nachdem die grössere oder geringere Assimilationsthätigkeit einer Zelle in der Grösse ihres Chlorophyllgehaltes (unter sonst gleichen Umständen) einen ziemlich genauen Maassstab findet, so ist für die Abgrenzung des Assimilationssystems im engeren Sinne ein bestimmter Anhaltspunkt gewonnen, welcher zwar nicht ausreichend ist, allein die Untersuchung doch sehr erleichtert.

Nicht jede chlorophyllführende Zelle ist schon dem Assimilationssysteme beizuzählen, ebensowenig wie jede derbwandige Zelle ohne Weiteres als mechanisches Element zu betrachten ist. Dieselbe Forderung, welche beim Haut- und beim Skeletsysteme erhoben wurde, ist auch hier zu wiederholen: nur jene grüne Zelle, deren Hauptfunction in der Assimilationsthätigkeit besteht, ist eine Assimilationszelle im eigentlichen Sinne des Wortes. Auf dieser Forderung ist in diesem Falle um so entschiedener zu beharren, als die Kohlenstoff-Assimilation ihrer biologischen Wichtigkeit halber eine der verbreitetsten Nebenfunctionen anderer Gewebesysteme ist. Die äusseren und inneren Bedingungen der Chlorophyllbildung sind sehr bald gegeben und so können im Pflanzenkörper an den verschiedensten Orten, in Haaren, Epidermiszellen, Pollenschläuchen, Bastzellen, Parenchymscheiden etc. Chlorophyllkörner entstehen, welche eine für unsere Betrachtung nebensächliche, für den Haushalt der Pflanze aber nicht ganz belanglose Verstärkung ihres gesammten Chlorophyllapparates bedeuten.

Um also eine bestimmte Zelle als Assimilationszelle zu charakterisiren, genügt es nicht, auf ihren grösseren oder geringeren Chlorophyllgehalt hinzuweisen. Die Zelle muss noch andere Bedingungen erfüllen, welche auf ihren anatomischen Bau und ihre Anordnung Bezug nehmen und dadurch die Herrschaft gewisser oberster Bauprincipien erkennen lassen, nach welchen die Pflanze ihr Assimilationssystem aufbaut.

A. Die assimilirenden Zellen.

1. Die Zellformen.

Wenn wir uns zunächst die verschiedenen Zellformen näher ansehen, so beobachten wir eine weitaus grössere Mannigfaltigkeit derselben, als beim Skelet-

systeme. In den einfachsten Fällen sind die Assimilationszellen von isodiametrischer, zur Abrundung neigender Gestalt; weitaus häufiger dagegen sind sie nach einer bestimmten Richtung gestreckt und nehmen dann schlauchartige, cylindrische Formen an. In welcher Weise diese Streckung der Zellen mit ihrer Function zusammenhängt, soll später gezeigt werden. Ihre Orientirung zur Oberfläche des assimilirenden Organs kann eine verschiedene sein. Zuweilen sind sie parallel zur Blattoberfläche gelagert und in Bezug auf das ganze Organ entweder längsgestreckt (*Elodea canadensis*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum* oder quergestreckt (*Iris germanica*, *Tritonia*-Arten, *Erythronium dens canis*). Weitaus häufiger nehmen sie aber eine zur Oberfläche des Organs rechtwinklige Stellung ein und werden in diesem Falle schon seit langem als Pallisadenzellen bezeichnet. Das Verhältniss ihrer Länge (oder Höhe) zur Breite ist ein sehr verschiedenes. Es giebt kurze Pallisadenzellen, welche kaum höher als breit sind und andererseits auch sehr schlanke Formen, derén Höhe 10—12 mal die Breite übertrifft. Als eine merkwürdige und für die Erklärung der Pallisadenzellform wichtige Modification sind die Armpallisadenzellen zu erwähnen, welche später ausführlicher beschrieben werden sollen. Hier soll nun noch betont werden, dass die Pallisadenzellen bloss einen durch ihre Anordnung charakterisirten Specialfall in der Gruppe der schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen vorstellen, ein Umstand, der bei allen Versuchen, die Gestalt und Orientirung der Pallisadenzellen physiologisch zu erklären, wol zu beachten ist. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird u. A. durch die eigenthümliche Orientirung der gestreckten Assimilationszellen in den Blättern verschiedener *Cyperus*-Arten bestätigt. Dieselben sind nämlich radienförmig um die grösseren und kleineren Leitbündel herum angeordnet und so giebt es denn in ihrer Stellung alle Uebergänge von der zur Oberfläche des Organs senkrechten, d. i. pallisadenförmigen Orientirung bis zur tangentialen, mit der Oberfläche parallelen Lagerung.

Die Armpallisadenzellen vermitteln den Uebergang zu den tafelförmig-polyëdrischen Assimilationszellen verschiedener Coniferen (*Pinus*, *Cedrus*) und Gramineen, welche mit mehr oder weniger tief in das Zelllumen vorspringenden Membranfalten versehen sind.

Schliesslich wäre in dieser Aufzählung der Zellformen des Assimilationssystems auch noch der Elemente des Schwammparenchyms zu gedenken, welche von vielarmiger, oft sternförmiger Gestalt sind und deren Assimilationsthätigkeit gewöhnlich zu einer blossen Nebenfunction herabsinkt.

2. Die Chlorophyllkörper.

Den physiologisch wichtigsten Theil der assimilirenden Zelle bildet der Chlorophyllapparat. Derselbe gehört dem Plasmakörper der Zelle an; die einzelnen Chlorophyllkörper sind Organe des Plasmaleibes, welcher ja gleichfalls schon das Princip der physiologischen Arbeitstheilung erkennen lässt. Diesen bestimmt geformten und grün tingirten Theilen des Plasmas ist also die Kohlenstoffassimilation übertragen.

Jeder Chlorophyllkörper besteht aus zwei wesentlichen Bestandtheilen: Dem grünen Farbstoff, welchen man als Chlorophyll im engeren Sinne des Wortes bezeichnet und der protoplasmatischen Grundsubstanz, welche den Farbstoffträger vorstellt. Auf die optischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes und auf die noch immer räthselhafte Rolle, welche derselbe beim Assimilationsprocesse spielt, kann in dieser Abhandlung nicht näher eingegangen werden. Ueberhaupt

müssen wir hier darauf verzichten, die chemisch-physiologische Seite der Kohlenstoffassimilation zu erörtern, nachdem wir in dieser Schrift ausschliesslich die Beziehungen zwischen Bau und Function betrachten wollen. Hinsichtlich dieser Beziehungen ist aber über die Chlorophyllkörper bisher so gut wie nichts bekannt.

Die Gestalt der Chlorophyllkörper ist bloss bei den Algen eine variable. Im einfachsten Falle ist der ganze Plasmakörper mit Ausnahme der Hautschicht gleichmässig grün gefärbt und repräsentirt so einen einzigen grossen Chlorophyllkörper; oder richtiger gesagt, das Princip der Arbeitstheilung ist auf dieser niedersten Stufe noch nicht zur Geltung gelangt, besondere Organe der Assimilation sind noch nicht vorhanden. Hierher gehören viele Schwärmsporen, Palmellaceen, Flechtengonidien. Bei anderen Algen erscheinen die Chlorophyllkörper in Form grosser Platten, von welchen je eine in einer Zelle suspendirt ist *(Mesocarpus)*; oder sie sind sternförmig wie bei *Zygnema cruciatum* oder bandförmig und schraubig gewunden wie bei *Spirogyra*-Arten. In den weitaus häufigsten Fällen, bei der Mehrzahl der Algen und allen höheren Pflanzen sind die Chlorophyllkörper von rundlicher, linsenförmiger oder polygonaler Gestalt und treten als sogen. Chlorophyllkörner in jeder assimilirenden Zelle meist in grösserer Zahl auf. Sie sind immer wandständig, und bilden, wenn sie dichtgedrängt erscheinen, einen die Zellwandungen auskleidenden Chlorophyllbeleg; derselbe besteht immer bloss aus einer einzigen Lage von Chlorophyllkörnern.

Wenn man die verschiedenen Formen der Chlorophyllkörper überblickt, so gewinnt man den Eindruck, als hätte die Natur bei den niedersten chlorophyllhaltigen Pflanzen zunächst verschiedene Formen von Chlorophyllkörpern gebildet um dieselben hinsichtlich ihrer Functionstüchtigkeit auszuproben und dann bei der Weiterentwickelung der Pflanzenformen ausschliesslich von dem zweckentsprechendsten Modelle Gebrauch zu machen. In der That lässt sich leicht zeigen, dass die Ausbildung des Chlorophyllapparates einer Zelle in Form von Chlorophyllkörnern am vortheilhaftesten ist. Nachdem der functionirende Chlorophyllkörper zunächst die in das Zellinnere diffundirende Kohlensäure zu absorbiren hat, so wird unter sonst gleichen Umständen die Absorption dieses Rohmaterials um so rascher und vollständiger erfolgen, je grösser die absorbirende Oberfläche ist. Die grösstmögliche Oberfläche wird aber durch Zertheilung des Chlorophyllapparates in zahlreiche kleine Körner erzielt. Nur von diesem Gesichtspunkte aus wird es verständlich, warum nicht nur in den verschiedensten Pflanzenklassen, sondern auch in den verhältnissmässig zahlreichen Thierformen, welche chlorophyllhaltig sind[1] *(Euglena, Vortex, Hydra, Stentor, Planaria* etc.) die Chlorophyllkörper fast allgemein in Körnerform auftreten. — Mit dieser Ausbildung sind aber noch andere Vortheile verbunden: Eine grössere Beweglichkeit des ganzen Apparates, welche, wie wir später hören werden, im Dienste

[1]) Die neuerdings von K. BRANDT in einer kurzen Abhandlung »über das Zusammenleben von Thieren und Algen« (Archiv für Physiologie, herausgegeben von DU BOIS-REYMOND. 1881. pag. 570 ff.) aufgestellte Ansicht, dass die Chlorophyllkörner in thierischen Organismen eigentlich niedrige Algenformen seien, welche zu dem betreffenden Thiere in einem ähnlichen biologischen Verhältnisse stehen, wie die Flechtengonidien zu den sie umspinnenden Pilzen, — diese Ansicht bedarf wohl noch eingehenderer Bestätigung. U. A. sind die von BRANDT mitgetheilten 3 Abbildungen für den Botaniker durchaus nicht beweisend. Fig. 3, welche eine einzellige Alge mit zwei seitlichen Chlorophyllkörpern vorstellen soll, könnte ebensogut ein in Theilung begriffenes Chlorophyllkorn bedeuten. Ich habe da speciell jenen Theilungsvorgang im Auge, welcher zuerst von MIKOSCH betrachtet und abgebildet wurde. (Oesterr. bot. Zeitschrift 1877, No. 2.)

der Assimilationsthätigkeit steht, ein erleichtertes Auswandern der Assimilationsprodukte und eine vollständigere Durchleuchtung, die bei schwachen Lichtintensitäten wohl ins Gewicht fallen dürfte.

Ueber den inneren Bau der Chlorophyllkörper weiss man bisher nur wenig. Am bekanntesten sind verschiedene Einschlüsse derselben, vor Allem die Stärkeeinschlüsse, welche gewöhnlich in Form von unecht zusammengesetzten Körnern auftreten. Die einzelnen Theilkörnchen sind mehr oder minder zahlreich und häufig durch grünes Plasma vollständig von einander getrennt. Die physiologisch-entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen dieser Stärkeeinschlüsse zu den betreffenden Chlorophyllkörpern sind verschieden. Entweder ist die Stärke oder das Chlorophyllkorn der primär vorhandene Theil. Im ersteren Falle umhüllt sich das Stärkekorn mit ergrünendem Plasma und wird so zu einem Chlorophyllkorne, dessen nunmehriger Stärkeeinschluss bei mangelnder Assimilation gänzlich gelöst werden und verschwinden kann. Dieser bereits von H. v. MOHL beobachtete Vorgang wurde von mir[1]) genauer beschrieben und von MIKOSCH[2]) als eine sehr häufige Entstehungsweise der Chlorophyllkörper nachgewiesen. Wenn dagegen das Chlorophyllkorn primär und der Stärkeeinschluss in ihm erst entstanden ist, so sind zweierlei Fälle möglich. Entweder ist die zum Aufbau des Stärkeeinschlusses verwendete Substanz ein Assimilationsprodukt des betreffenden Chlorophyllkorns oder die Thätigkeit desselben beschränkt sich auf ein blosses Organisiren, indem das zur Bildung des Stärkeeinschlusses nothwendige Kohlenhydrat dem Chlorophyllkorne in gelöster Form zugeführt wird.[3]) Zwischen diesen beiden Fällen sind Uebergänge denkbar und wol auch vorhanden.

Je zahlreicher die Chlorophyllkörner einer Zelle sind, desto grösser wird begreiflicherweise die Assimilationsenergie dieser Zelle sein. Am chlorophyllreichsten sind die Pallisadenzellen, welche man schon aus diesem Grunde als specifische Assimilationszellen bezeichnen darf. Nachdem sich das Mesophyll der meisten Laubblätter in Pallisadengewebe und Schwammparenchym differenzirt, so erscheint es vor Allem interessant, das Verhältniss dieser beiden Gewebearten hinsichtlich ihres Chlorophyllgehaltes kennen zu lernen, um so einen Anhaltspunkt für die Beurtheilung ihrer Assimilationsenergie zu gewinnen. Ich habe deshalb für verschiedene Pflanzen die Menge der Chlorophyllkörner in den Laubblättern durch Zählung approximativ bestimmt und bringe im Nachstehenden einige Resultate dieser Zählungen zur Mittheilung. — Im Laubblatt von *Ricinus communis* enthält eine Pallisadenzelle im Durchschnitt 36, eine Schwammparenchymzelle 20 Chlorophyllkörner. Wegen der mehr als doppelt so grossen Anzahl von Pallisadenzellen sind pro Quadratmillim. Blattfläche im Pallisadengewebe ca. 403200, im Schwammparenchym bloss 92000 Chlorophyllkörner enthalten. Auf das erstere entfallen daher 82 %, auf das letztere 18 % der Gesammtmenge an Chlorophyllkörnern. In nachfolgender Tabelle sind die gleichen procentischen Angaben für verschiedene andere Pflanzen zusammengestellt worden.

---

[1]) Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von *Phaseolus vulgaris*. Bot. Ztg. 1877. No. 23. u. 24.

[2]) Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsberichte der Wien. Akademie 1875.

[3]) Diese Beziehung zwischen Chlorophyllkorn und Stärkeeinschluss ist bereits vor längerer Zeit zu wiederholten Malen von BOEHM behauptet worden. Neuerdings wurde sie von DEHNECKE (Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper, Inaugural-Dissertation, Bonn 1880) und A. F. W. SCHIMPER (Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1881. No. 21 ff. nachgewiesen. Die Versuche des letztgenannten Autors sind allerdings nicht ganz vorwurfsfrei.

	Pallisadengewebe.	Schwammparenchym.
Fragaria elatior . . .	86	14
Pulmonaria officinalis .	85	15
Ricinus communis . . .	82	18
Brassica Rapa	80	20
Galeopsis Tetrahit . . .	79	21
Tropaeolum majus . .	77	23
Helianthus annuus . .	73	27
Phaseolus multiflorus . .	69	31
Bellis perennis	67	33

Im Maximum enthält also das Pallisadengewebe 6 mal, im Mittel 3—4 mal, im Minimum 2 mal so viel Chlorophyllkörner als das Schwammparenchym. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass die Assimilationsenergien dieser beiden Gewebearten in einem ähnlichen Verhältnisse zu einander stehen; der Unterschied ist wahrscheinlich noch grösser, weil sich das Pallisadengewebe auf der Blattoberseite befindet und deshalb weit günstigeren Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt ist, als das von ihm beschattete Schwammparenchym.

Das Resultat, welches sich aus diesen Mittheilungen ergiebt, besteht also in der Anerkennung des Pallisadengewebes als specifisches Assimilationsgewebe des gewöhnlich gebauten Laubblattes. Dasselbe Ergebniss kann auch auf vergleichend anatomischem Wege erreicht werden, indem wir den Bau der Zweige jener laubblattlosen Pflanzen untersuchen, welche ihr Assimilationssystem in die Stengelorgane verlegt haben. Hierher gehören bekanntlich die Equiseten, *Ephedra, Asparagus, Casuarina, Spartium, Genista*-Arten u. a. Hier finden wir nun das Rindenparenchym der jüngeren Zweige als typisches Pallisadengewebe ausgebildet und sehen also, dass dieses letztere nicht etwa bloss eine morphologische Eigenthümlichkeit der Laubblätter ist, sondern das anatomisch-physiologische Hauptmerkmal aller vollkommen ausgebildeten Assimilationsorgane.

Vor einiger Zeit ist von H. Pick[1]) die grosse Assimilationsenergie des chlorophyllreichen Pallisadengewebes auch auf direktem Wege mittelst gasanalytischer Versuche nachgewiesen worden. Er verglich die eben erwähnten Zweige blattloser Sträucher hinsichtlich der Sauerstoffausscheidung im Lichte mit den Zweigen laubblatttragender Pflanzen, deren Rindenparenchym verhältnissmässig chlorophyllarm ist. Während die letzteren nur ganz geringe, oft kaum constatirbare Sauerstoffmengen aushauchten, war die Sauerstoffausscheidung der ersteren eine sehr beträchtliche. So betrug die nach 3 stündiger Besonnung ausgeschiedene Luftmenge pro Quadratcentim. für *Casuarina excelsa* 1,6 Cubikcentim., für *Spartium monospermum* 2,3 Cubikcentim.

Mit welcher Sicherheit bei ähnlich gebauten Laubblättern aus dem Chlorophyllgehalte auf die Assimilationsenergie geschlossen werden darf, ergiebt sich aus der weiter unten folgenden Gegenüberstellung einiger diesbezüglichen Angaben. Von C. A. Weber[2]) wurde für mehrere Pflanzen die Menge der von der Blattflächeneinheit an einem Assimilationstage im Durchschnitt producirten Trockensubstanz ermittelt, um einen Ausdruck für die Leistungsfähigkeit oder Assimilationsenergie der Blattfläche zu gewinnen. Es stellt sich dabei für jede einzelne Pflanzenart ein »specifische Assimilationsenergie« heraus, welche aber von Weber nicht weiter

[1]) Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Bonn 1881.

[2]) Ueber specifische Assimilationsenergie, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, herausg. v. J. Sachs, II. B. 2. H. pag. 343 ff.

erklärt wurde. Es lag unter solchen Umständen natürlich nahe, die Menge der Chlorophyllkörner in den betreffenden Blattflächeneinheiten zu bestimmen, um zu sehen, ob zwischen Assimilationsenergie und Chlorophyllgehalt ein festes Verhältniss herrscht. Setzen wir nun diese beiden Grössen für *Tropaeolum majus* gleich 100, so ergeben sich für die übrigen Pflanzen die nachstehenden Werthe

	Spec. Assimilations-energie.	Anzahl der Chlorophyllkörner.
Tropaeolum majus . .	100	100
Phaseolus multiflorus .	72	64
Ricinus communis . .	118,5	129
Helianthus annuus . .	124,5	122

Die Proportionalität zwischen der Assimilationsenergie und dem Chlorophyllgehalte ist also ganz unverkennbar. Dass dieselbe nicht ganz genau ist, erklärt sich aus der Unvollkommenheit der Versuchsanstellung und aus der ungleichen Grösse der Chlorophyllkörner bei den einzelnen Arten.

3. Die Zellwände.

Die Wandungen der Assimilationszellen sind meistens dünn und zart und hier und da mit einfachen Tüpfeln versehen, wie z. B. im rundzelligen Chlorophyllparenchym succulenter Pflanzen, im Mesophyll der Cycadeenfiedern und im grünen Parenchym der *Ruscus*-Cladodien. — Partielle Wandverdickungen sind im Assimilationssystem selten. Am bekanntesten sind wol die längsfaserförmigen Verdickungen der Pallisadenzellwände in den *Cycas*-Blättern, welche offenbar den Zweck haben, die Säulenfestigkeit der zartwandigen Pallisaden zu erhöhen und das ganze Gewebe gegen radialen Druck zu schützen.

B. Der anatomische Bau des Assimilationssystems.[1])

1. Das Bauprincip der Oberflächenvergrösserung.

Wir haben bereits im vorigen Abschnitte das Pallisadengewebe als das specifische Assimilationsgewebe kennen gelernt und haben daher von diesem Gewebe auszugehen, wenn wir den anatomischen Bau des Assimilationssystems mit seiner physiologischen Function in Beziehung setzen wollen. Dabei dürfen wir aber niemals ausser Acht lassen, dass die zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige Anordnung der Assimilationszellen nur einen Specialfall bildet, dass es auch quer- und längsgestreckte Assimilationszellen giebt, auf welche eine umfassende Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems gleichfalls Rücksicht zu nehmen hat.

Wir wollen bei unseren Erörterungen von dem Chlorophyllgewebe des *Pinus*-Blattes ausgehen. Wenn wir einen zarten Querschnitt aus einer Kiefernadel unter dem Mikroskope betrachten, so sehen wir, dass die grossen polygonalen Assimilationszellen lückenlos an einander schliessen und eigenthümliche Membranfalten aufweisen, welche bald mehr bald weniger tief in das Zellinnere vorspringen und je nach der Lage der Zellen verschieden orientirt sind. In den mehr einwärts gelegenen Zellen zeigen die Falten keine bestimmte Orientirung zur Oberfläche des Blattes; in den peripherisch gelegenen bemerkt man aber fast ausschliesslich zur Blattoberfläche senkrecht gestellte Falten, sodass die poly-

[1]) Die nachstehenden Auseinandersetzungen sind ein Auszug aus meiner in PRINGSHEIM's Jahrbüchern, XIII. B., 1. H., 1881, erschienenen »Vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen.«

gonal-tafelförmigen Assimilationszellen mit pallisadenförmig orientirten Armen ausgestattet erscheinen. Gewöhnlich ragen aus entgegengesetzter Richtung zwei Falten nach innen vor, wodurch die betreffende Zelle einem H mit stark verkürztem Querbalken ähnlich wird. Es könnte nun zweifelhaft erscheinen, ob diese Pallisaden bildenden Zellen mit dem typischen Pallisadengewebe zu analogisiren seien oder ob es sich hier bloss um eine rein äusserliche Aehnlichkeit

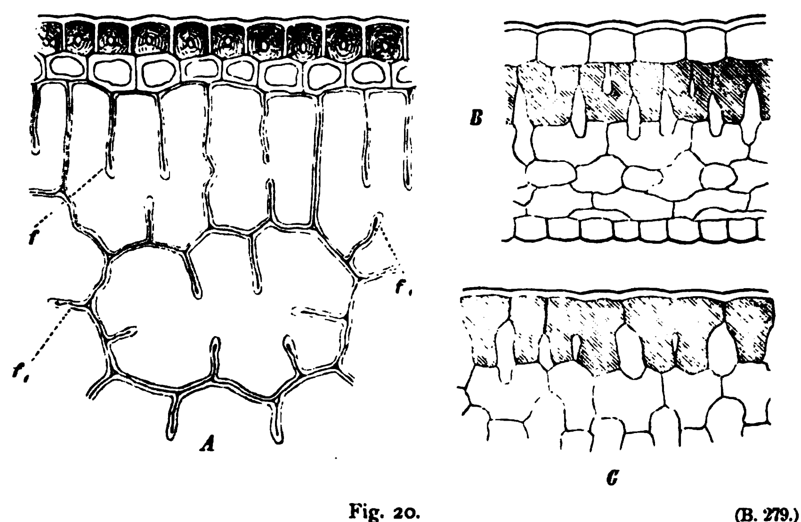


Fig. 20. (B. 279.)

Armpallisadengewebe. A Theil des Blattquerschnittes von *Pinus Laricio*. Die Membranfalten sind in den subepidermalen Assimilationszellen senkrecht zur Blattfläche orientirt (f), in den darunter liegenden Zellen dagegen ohne bestimmte Orientirung (f_1). Der Deutlichkeit wegen wurden bloss die Zellwände gezeichnet. B Querschnitt durch das Laubblatt von *Sambucus nigra*. Die Armpallisadenschicht ist schraffirt. C Protodermale Armpallisadenschicht von *Adiantum trapeziforme*.

handle, aus welcher weiter nichts zu folgern wäre. Selbst die genaueste Untersuchung des Pinusblattes kann diesen Zweifel nicht lösen, weil sein anatomischer Bau zu sehr von dem eines typisch gebauten Laubblattes abweicht. Wenn wir dagegen die Laubblätter verschiedener Ranunculaceen untersuchen z. B. von *Trollius europaeus, Caltha palustris, Aconitum Napellus* und *dissectum, Paeonia corallina, Anemone*-Arten etc. so erkennen wir an Querschnitten auf den ersten Blick jene »Armpallisadenzellen« wieder, welche wir bereits auf dem Querschnitte der Kiefernadel beobachteten. Dieselben nehmen hier genau dieselbe Stellung zwischen der oberen Epidermis und dem Schwammparenchym ein, wie in den Blättern anderer Ranunculaceen (z. B. von *Ranunculus, Helleborus, Eranthis hiemalis, Aquilegia vulgaris* u. a.) das typisch ausgebildete Pallisadengewebe und es kann demnach nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass man es in diesem eigenthümlichen, durch Faltenbildungen ausgezeichneten Assimilationsgewebe bloss mit einer merkwürdigen Modification des Pallisadengewebes zu thun habe.

Bevor wir aus dieser Thatsache weitere Folgerungen ableiten, wollen wir uns noch etwas eingehender mit dem anatomischen Bau des Armpallisadengewebes vertraut machen.

Dasselbe kommt in allen grossen Abtheilungen der Gefässpflanzen, bei den Dicotylen und Monocotylen, den Gymnospermen und den Farnen (einschliesslich der Equisetaceen) vor. Unter den Dicotylen sind es die bereits erwähnten Ranunculaceen, welche ein (sehr verschiedenartig gebautes) Armpallisadengewebe

aufweisen, ferner die *Sambucus*-Arten. Unter den Monocotylen verschiedene *Bambusa*- und *Arundinaria*-Species, ferner *Elymus*- und *Calamagrostis*-Arten. und *Alstroemeria psittacina*. Unter den Gymnospermen sind die *Pinus*- und *Cedrus*-Arten zu nennen, unter den Farnen *Aspidium aculeatum* und *Sieboldii*, *Lomaria gibba* und *Todea aspera*, verschiedene *Adiantum*-Arten und *Didymochlaena sinuosa*. — Die Falten reichen entweder nur von der oberen, der Epidermis anliegenden Seite in das Zellinnere hinein und zertheilen so die obere Häfte des Zellleibes in mehrere sich bald abrundende Arme, oder es kommt auch auf der entgegengesetzten, an das Schwammparenchym angrenzenden Seite der Zellen zur Faltenbildung, so dass jene H-Form zu Stande kommt, welche wir bereits im Pinusblatte kennen lernten. Hierher gehören z. B. *Anemone sylvestris* und *Clematis recta*. In den tafelförmigen Chlorophyllzellen von *Bambusa Simonii* etc. reichen die Falten bloss von unten nach aufwärts, so dass die Zellen kammförmig aussehen. Auch die Farne besitzen derartige Faltenbildungen, zu welchen sich aber noch häufige Seitenfalten gesellen. Was die Anzahl der Zellarme betrifft, in welche sich eine Zelle theilt, so schwankt dieselbe zwischen 2 *(Caltha palustris)* bis 8 und darüber *(Todea aspera)*. Am gewöhnlichsten sind 3—4 Arme. Die Länge der Falten ist verschieden; sie beträgt 1—2 Drittel der Zellhöhe. Hinsichtlich sonstiger Details muss ich auf meine »Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystens« verweisen.

Aus der Auffassung der Armpallisadenzellen als einer modificirten Form des typischen Pallisadengewebes ergiebt sich die physiologische Gleichwerthigkeit der als Pallisaden zu bezeichnenden Gewebebestandtheile, mögen dieselben aus blossen Zellarmen, oder aus ganzen Zellen bestehen. Man kann sich dementsprechend die radialen Längswände des echten Pallisadenparenchyms als vollständig ausgezogene, bis zum entgegengesetzten Wandstück reichende Falten denken, oder umgekehrt die Falten als unvollständige »Scheidewände« vorstellen. Auch der Vergleich einer Armpallisadenzelle mit einem Bündel mehrerer typischer Pallisadenzellen, welche seitlich theilweise verschmolzen sind, trägt zur Veranschaulichung dieses Verhältnisses bei, welches durch die morphologische Ungleichwerthigkeit von physiologisch gleichbedeutenden Gewebselementen in bezeichnender Weise charakterisirt wird.

Mit den nunmehr gewonnenen Erfahrungen kehren wir wieder zur Betrachtung des Chlorophyllparenchyms der *Pinus*-Nadeln zurück. Niemand wird leugnen wollen, dass die Falten der peripherischen Armpallisadenzellen mit den unregelmässig orientirten Falten der weiter innen gelegenen Zellen ganz gleichwerthig sind und durch ein und dasselbe Bauprincip gefordert werden. Während aber bei den letzteren bloss nach der Ursache ihres Auftretens zu forschen ist, muss bei den ersteren ausserdem noch die Ursache ihrer bestimmten Orientirung ausfindig gemacht werden. Es handelt sich also bei der Erklärung des Pallisadengewebes um 2 Probleme. Das erste derselben lautet: Welcher Vortheil ist für die Function der Assimilationszelle mit der Wand- und Faltenbildung an sich verknüpft? Das zweite Problem dagegen lautet: Welchen Vortheil zieht die Pflanze aus der zur Oberfläche des Organs rechtwinkeliger Orientirung der Wände und Falten? Indem wir in diesem Abschnitte an die Beantwortung der ersten Frage gehen wollen, ist es also unsere nächste Aufgabe, die physiologische Bedeutung der unregelmässig orientirten Falten in den assimilirenden Zellen des *Pinus*-Blattes klarzulegen.

Man möchte vielleicht an eine mechanische Function der Wandeinfaltungen

denken; allein auf diese Weise würde die Faltenbildung nicht mit der Hauptfunction des Gewebes in Beziehung gebracht werden. Wir müssen uns deshalb fragen, in welcher Weise durch die Faltenbildung die Assimilationsthätigkeit der Zelle begünstigt oder gesteigert wird? Die Antwort auf diese Frage liegt in der Beobachtung, dass die Chlorophyllkörner, welche ja immer wandständig sind, in allen Fällen auch von den beiderseitigen Flächen der Falten Besitz ergreifen. »Die physiologische Bedeutung der Wandeinfaltungen in assimilirenden Zellen besteht also vor Allem darin, dass sie die Innenfläche der Zellhaut vergrössern und so Platz schaffen für eine vermehrte Anzahl von Chlorophyllkörnern.« Wir sehen also, dass das Princip der Oberflächenvergrösserung, welches den Chlorophyllapparat der Zelle in einzelne Körner zertheilte, auch für den anatomischen Bau des ganzen Gewebes maassgebend ist.

Die Grösse des Gewinnes an Chlorophyllkörnern, welcher der Pflanze durch die Wandeinfaltungen und die ihnen physiologisch gleichwerthigen Wandungen des Pallisadengewebes erwächst, ist sehr ansehnlich. Setzen wir die Innenfläche der faltenlos gedachten Zelle = 100, so umfasst die Innenfläche der mit Falten versehenen Zelle 120—150 Flächeneinheiten. Für eine einseitig-tafelförmige Zelle von *Bambusa Simonii* mit 3 Falten beträgt dieser Werth 145, für eine tafelförmige Zelle von *Pinus sylvestris* mit unregelmässig orientirten Falten 115—135, für eine H förmige Armpallisadenzelle von *Anemone sylvestris* bis 127; für eine 4 armige Pallisadenzelle von *Sambucus nigra* 148. Selbstverständlich ist der Oberflächengewinn noch grösser, wenn statt der Falten wirkliche Scheidewände auftreten.

2. Das Bauprincip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege.

Es ist nunmehr das zweite Bauprincip auseinanderzusetzen, welches die jeweilige Richtung erklärt, in welcher die vom ersten Bauprincip geforderten Falten und Zellwände eingeschaltet werden und welches überhaupt die Ursache der so grossen Verschiedenheiten im anatomischen Bau des Assimilationssystemes ist.

Es ist klar, dass die möglichst rasche Ableitung der Assimilationsprodukte aus dem functionirenden Gewebe eine wichtige Bedingung für einen ungestörten Verlauf der Assimilationsthätigkeit bildet. Jedes einzelne Chlorophyllkorn soll womöglich bloss die selbst erzeugten Assimilationsprodukte zu Stärkekörnern organisiren und durch Stärkebildung aus auswärts eingewanderten Kohlehydraten möglichst wenig in Anspruch genommen werden. Ueberhaupt soll das Assimiliren vollständig überwiegen, das Organisiren in den Hintergrund treten. Ein längeres Verweilen, ein Wandern oder gar eine Aufspeicherung der Assimilationsprodukte in den assimilirenden Zellen muss schon vom rein chemischen Standpunkt aus als unvortheilhaft erscheinen, weil nach einem bekannten Erfahrungssatze jeder chemische Process um so glatter, vollständiger und rascher verläuft je schneller die dabei entstehenden Produkte entfernt werden.

Die Pflanze muss also nach dem Gesagten trachten, die Assimilationsprodukte aus dem Chlorophyllgewebe möglichst bald und auf möglichst kurzem Wege zu entfernen. Damit ist aber auch gesagt, dass sie es womöglich zu vermeiden hat, das Assimilationsgewebe gleichzeitig als Ableitungsgewebe zu benützen, durch welches die Assimilationsprodukte aus Laubblättern hinausgeschafft werden. Die grösste Vollkommenheit im Bau des Assimilationssystems wird erreicht sein, wenn jede assimilirende Zelle die von ihr erzeugten Stoffe direkt einem anderen, dem ableitenden Gewebe zuführt.

Von dem Ausmaasse, in welchem das Bauprincip der Ableitung auf möglichst kurzem Wege zur Durchführung gelangt, ist die Richtung abhängig, welche der Strom der auswandernden Assimilationsprodukte einschlägt. Wird dieses Bauprincip ganz vernachlässigt, dann fungirt das Assimilationssystem zugleich als Ableitungsgewebe und die Stromrichtung geht von der Spitze des Blattes zur Basis. Bei eingetretener Differenzirung der Blattgewebe schlagen die Assimilationsprodukte im Assimilationssystem entweder die Querrichtung ein, indem sie auf kürzestem Wege den längsverlaufenden Leitbündeln zuströmen oder sie bewegen sich senkrecht nach abwärts einem dichten Netze von grossen und kleinen Leitbündeln zu, welches unter dem Assimilationssystem allseits ausgebreitet ist.

In diesen von dem Principe der Arbeitstheilung geforderten Stromrichtungen werden nun die vom Principe der Oberflächenvergrösserung geforderten Membranfalten und Längswände eingeschaltet. Es geschieht dies nicht nur, damit der Diffusionsstrom in seiner etwa bereits vorhandenen Richtung nicht gestört wird; vielmehr ist in den meisten Fällen durch die betreffende Orientirung der Wände und Falten die jeweilige Stromrichtung erst zu schaffen. So wie der Hydrotechniker in die regulirungsbedürftigen Ströme und Flüsse Dämme hineinbaut, welche als sogen. Parallelwerke der Strömung eine bestimmte Richtung aufnöthigen, ebenso werden von der Pflanze zu gleichem Zwecke die Falten und Wände in Anwendung gebracht. In wiefern bei der Beurtheilung dieser Function der Zellwände der Charakter der Strömung als Diffusionsbewegung in Betracht kommt, welch letztere natürlich mit der Massenbewegung des fliessenden Wassers nur theilweise vergleichbar ist, kann an dieser Stelle nicht näher auseinandergesetzt werden.[1])

Die grosse Mannigfaltigkeit im anatomischen Bau des Assimilationssystems, von welcher im Nachfolgenden einige Beispiele gegeben werden sollen, kommt dadurch zu Stande, dass das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege in den verschiedensten Abstufungen einer bald grösseren, bald geringeren Vollkommenheit zur Geltung kommt. In ähnlicher Weise, wie dies SCHWENDENER für das mechanische System durchführte, habe ich die verschiedenen Constructionsformen des assimilatorischen Gewebesystems in einer Reihe von 10 Typen zusammengefasst und dieselben drei Systemen untergeordnet. Wie bei der Besprechung des mechanischen Systems muss auch hier auf die Charakterisirung der einzelnen Typen verzichtet werden. Bloss die drei Systeme sollen durch entsprechend ausgewählte Beispiele erläutert werden.

a) Das Assimilationsgewebe dient zugleich als Ableitungsgewebe.

Hier begegnen wir der untersten Ausbildungsstufe des Assimilationssystems. Das assimilirende Gewebe besorgt zugleich die Ableitung der Assimilationsprodukte aus dem jungen Organe und indem die Zellwände in der entsprechenden Richtung eingeschaltet werden, entstehen mit der Blattoberfläche parallel verlaufende, längsgestreckte Assimilationszellen. Dieselben bilden in den meisten Laubmoosblättern eine einzige Lage, bei *Elodea canadensis* zwei Schichten und bei *Galanthus, Leucojum* und *Sempervivum* ein mehrschichtiges, oft sehr mächtig ausgebildetes Gewebe. Beim Schneeglöckchen befindet sich unter der Epidermis der Oberseite eine aus 3—4 Zelllagen bestehende Schicht von chlorophyllreicher Zellen, welche in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind und sehr regel-

[1]) Näheres hierüber enthält meine Abhandlung über das Assimilationssystem, l. c. pag. 40 ff (Separatabdruck.)

mässige, zur Blattoberfläche parallele Längsreihen bilden. Die Länge der Zellen ist sehr variabel und übertrifft die Breite um das 2—5fache. Auf der Blattunterseite tritt eine chlorophyllärmere Zellschicht auf, welche ungefähr von gleicher Mächtigkeit ist wie die der Blattoberseite und gleichfalls aus längsgestreckten, reihenweise angeordneten Zellen besteht. Das Intercellularsystem ist aber in dieser Schicht weit stärker ausgebildet, als in der oberen. Längsverlaufende, radiale Parenchymlamellen enthalten die Gefässbündel; zwischen diesen Lamellen durchziehen grosse Luftkanäle das Mesophyll des Blattes.

Hin und wieder zeigen die Vertreter dieses Systems bereits das Bestreben, eine Arbeitstheilung zwischen assimilirendem und ableitendem Gewebe eintreten zu lassen. In Moosblättern sind die Zellen häufig in schief abwärts zu den Leitbündeln verlaufenden Curven angeordnet; die Assimilationsprodukte sollen wenigstens theilweise der Blattmitte zugeführt und von dort abgeleitet werden. Bei *Elodea canadensis* sind die chlorophyllärmeren Zellen der unteren Zelllage des Blattes schmäler und länger als die der oberen Schichte, woraus hervorgeht, dass dieselbe der Function der Stoffleitung besser angepasst ist.

b) Es ist ein Assimilations- und ein Ableitungsgewebe vorhanden. Die Assimilationsprodukte wandern aus dem ersteren direkt in das letztere.

Dieses System ist das formenreichste. Immer wieder tauchen neue Combinationen auf, welche aber trotz ihrer Mannigfaltigkeit die Herrschaft der oben erwähnten Bauprincipien stets deutlich erkennen lassen.

Die einfachste Constructionsform ist in den Blättern der Gattungen *Gladiolus* und *Tritonia*, ferner bei *Iris germanica* ausgebildet; dasselbe charakterisirt sich durch längsverlaufenee Ableitungsstränge und quergestreckte Assimilationszellen. Bei *Gladiolus*, wo dieser Typus am schönsten entwickelt ist, sind die grünen Zellen 4—7 mal so lang als breit und bilden auf dem Blattquerschnitte ein ziemlich lückenloses Gewebe, während man auf tangentialen Längsschnitten zwischen den Längswänden der quergestreckten Zellen lauter ziemlich breite Intercellularspalten auftreten sieht. Diese quergestellten Spalten sind ebensoviele Schranken, welche eine Auswanderung der Assimilationsprodukte senkrecht zur Streckungsrichtung der grünen Zellen unmöglich machen. Dieselben strömen vielmehr nach rechts und links den eigentlichen Hauptbahnen zu, welche theils von den Parenchymscheiden der kleineren Gefässbündel, theils von grösseren Lamellen und Strängen des Ableitungsgewebes gebildet werden. So liegt der gesammten Gewebeanordnung im Mesophyll ein einheitliches Princip zu Grunde, welches alle Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues als Glieder einer zusammenhängenden Kette erscheinen lässt.

Ein namentlich bei den Monocotylen verbreiteten Typus dieses Systems wird durch pallisadenförmige Assimilationszellen charakterisirt, unter welchen sich das Ableitungsgewebe ausbreitet, ohne zu den Gefässbündeln Beziehungen zu zeigen. Hierher gehören z. B. die Blätter und Stengel der *Allium*-Arten, *Ornithogalum Asphodelus* etc; unter den Gefässkryptogamen *Equisetum palustre* und wol auch andere *Equisetum*-Arten. Auch in diesem Typus treten im Assimilations gewebe zahlreiche Querspalten auf, welche mit Luft erfüllt sind und die Auswanderung der Assimilationsproducte aus den betreffenden Organen im Pallisadengewebe unmöglich machen, d. h. die Assimilationsprodukte können nicht etwa vom Orte ihrer Entstehung aus die Pallisadenzellen quer durchsetzend direkt der Blattbasis zuströmen; schon der anatomische Bau des Mesophylls zwingt sie, eine

zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige Richtung einzuschlagen, d. h. die Pallisadenzellen der Länge nach zu durchströmen und so das assimilirende Gewebe auf kürzestem Wege zu verlassen.

Diesem Typus schliesst sich auf das Engste ein ganz ähnlich construirter Typus an, welcher gleichfalls ein Pallisadengewebe besitzt und dessen Ableitungsgewebe als gemeinschaftliche Parenchymscheide eines Gefässbündelkreises (oder auch eines Bastringes) ausgebildet ist. Dieses ist der Typus der stielrunden oder prismatischen Stengelorgane, wie z. B. der Zweige von *Spartium junceum, Genista bracteolata, Tunica Saxifraga, Asparagus* etc.

Schliesslich haben wir in diesem Systeme auch den Typus der *Pinus*-Arten zu erwähnen. Was den Bau und die Anordnung der mit Wandeinfaltungen versehenen, tafelförmigen Assimilationszellen betrifft, so wurde hierüber bereits im vorigen Abschnitte das Nöthige mitgetheilt. Hier ist mit Rücksicht auf das zweite Bauprincip nur noch hinzuzusetzen, dass das Assimilationsgewebe aus sehr scharf differenzirten Querlamellen besteht, welche von je einer Zelllage gebildet werden, sich stellenweise berühren, im Uebrigen aber durch ebenso deutlich ausgebildete Luftspalten von einander getrennt werden. Es geht hieraus auf das Deutlichste hervor, dass die Assimilationsprodukte jeder einzelnen assimilirenden Gewebslamelle direkt in die Parenchymscheide hinüberwandern müssen, welche wol in erster Linie als ableitendes Gewebe fungirt. — Die gleiche lamellöse Anordnung des Assimilationssystems finden wir auch bei verschiedenen anderen Coniferen bei *Abies*-Arten, *Thuja plicata, Cryptomeria elegans* u. A. (Fig. 21 C).

c) Die Assimilationsprodukte wandern aus dem Assimilationsgewebe zunächst in ein »Zuleitungsgewebe« und dieses erst führt sie den Bahnen des Ableitungsgewebes zu.

Dieses am rationellsten construirte System umfasst bloss zwei Typen, welche sich dadurch unterscheiden, dass in dem einen das Ableitungsgewebe parallel verlaufende Längsstränge bildet, in dem andern dagegen ein dichtes Netzwerk. Dementsprechend besteht das Zuleitungsgewebe des ersteren Typus aus quergestreckten, das des letzteren aus vielarmigen Zellen. Das Assimilationsgewebe ist in beiden Fällen pallisadenförmig ausgebildet. Die eine Constructionsform gelangt in den Blättern der meisten Gräser, *Carices* und mancher *Cyperus*-Arten; ferner bei einigen Liliaceen, den Cycadeen und in den Nadeln von *Taxus baccata* zur Anwendung. Die andere dagegen repräsentirt den eigentlichen Dicotylentypus, welchem aber auch die meisten Farne angehören.

Der anatomische Bau des Dicotylen-Laubblättes ist seit den Untersuchungen von Brongniart und Treviranus in seinen allgemeinen Zügen hinreichend bekannt. Unter der Epidermis der Blattoberseite tritt in ein bis mehreren Zelllagen das Pallisadengewebe auf, welches meistens einen recht lockeren Bau zeigt Fast immer macht sich die Tendenz nach einer seitlichen Isolirung der Pallisadenzellen geltend, welche durch ihr Bestreben, aus der prismatischen in die cylindrische Form überzugehen, zum Ausdruck kommt. Man sieht, dass jede einzelne Pallisadenzelle von ihren Nachbarinnen unabhängig ist, sowol in Bezug auf die die eigentliche Assimilationsthätigkeit, als auch hinsichtlich der Stoffleitungsprocesse. Sie empfängt von ihnen weder unverarbeitete Nährstoffe, noch liefert sie ihnen die Assimilationsprodukte ab. Einen Stoffverkehr unterhält sie bloss mit jenem Gewebe, welchem sie mit ihrem unteren Ende aufsitzt, d. h. mit dem »Schwammparenchym« oder der Gefässbündelscheide. Dass in dem Pallisadengewebe von keiner Stoffleitung die Rede sein kann, deren Richtung die senkrecht zur Blatt-

fläche orientirten Zellen quer durchsetzt, ergiebt sich auch daraus, dass das Pallisadengewebe an der Blattbasis genau so gebaut ist, wie an der Blattspitze, während doch die Menge der zu- und abgeleiteten Stoffe, welche den Blattquerschnitt an jenen Stellen passiren, sehr ungleich gross sind. Es wäre aber ganz unbegreiflich, wenn ein solch beträchtlicher Unterschied die quantitative und qualitative Ausbildung des leitenden Gewebes nicht beeinflussen würde.

Die Stromrichtung der Assimilationsprodukte im Pallisadengewebe ist zweifellos dieselbe, wie die Streckungsrichtung der Pallisadenzellen, rechtwinkelig zur Oberfläche des Organs. Es geht dies auch aus einer charakteristischen Eigenthümlichkeit im Bau des Pallisadengewebes hervor, welche nur durch die vorstehende Annahme ihre Erklärung findet. Man beobachtet häufig, dass eine kleine Gruppe von Pallisadenzellen (2 — 10) sich nach unten zu dicht zusammendrängt und dass dieses Büschel einer einzigen Zelle aufsitzt, welche oben trichterförmig erweitert ist. Auf den ersten Blick muss man sich sagen, dass es sich hier um eigenthümliche Aufnahms- oder Sammelzellen handelt, welche die Assimilationsprodukte eines grösseren oder kleineren Büschels von Pallisadenzellen in Empfang nehmen, und direkt oder indirekt den Hauptbahnen zuleiten. Ich habe diese Structureigenthümlichkeit des Assimilationssystem sehr schön bei *Ficus elastica* beobachtet, ferner bei *Pulmonaria officinalis*, *Juglans regia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Eranthis hiemalis* u. A. Zuweilen sitzen die Pallisadenbüschel unmittelbar den Zellen des »Zuleitungsgewebes« auf, namentlich in dünneren, einfacher gebauten Blättern. (Vgl. Fig. 21 A, C p, D; Fig. 22 a.)

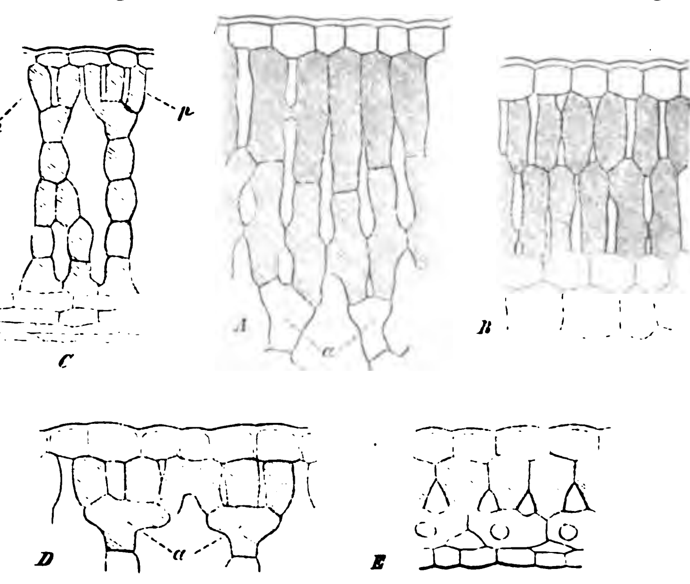


Fig. 21. (B. 280.)

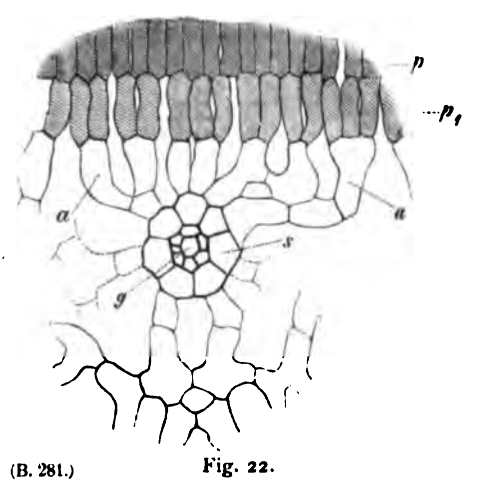
Pallisadengewebe. A Von der Oberseite der Wedelspreite von *Asplenium ruta muraria*; a trichterförmige Aufnahmszellen. B Partie aus dem Blattquerschnitte von *Asphodelus Villarsii*. Vergr. 106. C Assimilatorische Gewebelamellen aus dem Blatte von *Cryptomeria elegans;* horizontaler, durch die Mitte des Blattes geführter Längsschnitt. Vergr. 65. D Partie aus dem Querschnitte durch die Wedelspreite von *Aspidium Sieboldi;* a Aufnahmszellen. E Querschnitt durch die fertile Blattfiederhälfte von *Asplenium Belangerii*; das Mesophyll besteht bloss aus zwei Zellschichten; die obere setzt sich aus Trichterzellen, die untere aus Schwammparenchymzellen zusammen.

Dieses »Zuleitungsgewebe,« welches gewissermassen ein physiologisches Mittelglied zwischen Assimilations- und Ableitungsgewebe vorstellt, besteht aus den Zellen des »Schwammparenchyms.« Unter der Pallisadenschicht sich ausbreitend setzt sich dieses Gewebe gewöhnlich aus mehrarmigen Zellen zusammen, welche ihre Arme in horizontaler Richtung ausstrecken und so die Zuleitungs-

röhren darstellen, durch welche die vom Pallisadengewebe herabströmenden Assimilationsprodukte nach allen Seiten hin dem vielverzweigten Netze der Ableitungsstränge zugeführt werden. Uebrigens ist nicht ausser Acht zu lassen, dass das Schwammparenchym wegen seines Chlorophyllgehaltes, welcher allerdings nicht sehr bedeutend ist, zugleich auch als assimilirendes Gewebe functionirt und wegen seiner grossmaschigen Durchlüftungsräume auch das »Transpirationsgewebe« des Blattes vorstellt. Das Schwammparenchym repräsentirt deshalb einen jener seltenen Fälle, dass ein- und dieselbe Gewebeart gleichzeitig mehreren verschiedenen Functionen angepasst ist.

Das Zuleitungsgewebe füllt die grösseren und kleineren Maschen des Systems der ableitenden Stränge aus, welche von den Parenchymscheiden der Gefässbündel gebildet werden. Dieselben sind in den zarteren Anastomosen einschichtig und bestehen aus mehr oder weniger gestreckten, chlorophyllarmen Zellen, welche nicht selten mit Seitenarmen versehen sind, wahrscheinlich um den Anschluss an das Schwammparenchym zu erleichtern. Eine solche Zelle besteht dann aus einem zuleitenden und einem fortleitenden Schenkel. An grösseren Gefässbündeln besteht die Parenchymscheide aus mehreren Zelllagen und geht allmählich unter Verlust ihres anatomischen Charakters als Gefässbündelscheide in das sogen. »Nervenparenchym« über, aus welchem die grösseren Blattnerven der Hauptsache nach bestehen; das Nervenparenchym findet seine histologische und physiologische Fortsetzung im »Grundgewebe« des Blattstieles, beziehungsweise des Stammes. So sehen wir, dass in dem Maasse, als die abzuleitenden Stoffe immer reichlicher werden, auch die Querschnittsgrössen der Leitungsbahnen continuirlich zunehmen; ein reichverzweigtes Fluss- und Stromnetz bietet mit seinen zahllosen Zuflüssen ein ganz ähnliches Bild.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung des vorstehend besprochenen Typus beschränken sich hauptsächlich auf quantitative Unterschiede. Bald ist das Pallisadengewebe mächtiger entwickelt, bald das Schwammparenchym, und selbst die Laubblätter von einer und derselben Species können in dieser Hinsicht nicht unbeträchtlich variiren. Ueber die Ursachen dieser Variationen wird im nächsten Abschnitte gesprochen werden. Als schönes Beispiel eines in ernährungs-physiologischer Hinsicht sehr vollkommen gebauten, hochdifferenzirten Organes ist das Laublatt von *Ficus elastica* zu nennen, dessen Bau ich in meiner vergl. Anatomie des Assimilationssystems ausführlich geschildert habe. Das Mesophyll besteht hier, abgesehen von den Leitbündeln mit ihren Scheiden aus zwei Pallisadenschichten und aus 6—10 Lagen von Schwammparenchymzellen. Ausserdem tritt zwischen diesen beiden Geweben eine Lage von trichterförmigen Sammelzellen auf und unter der Epidermis der Blattunterseite lagert eine Schicht von kurzen pallisadenähnlichen Zellen, welche ihr Vorhandensein dem



(B. 281.) Fig. 22.

Partie aus dem Blattquerschnitt von *Ficus elastica*; p, p_1 die beiden Pallisadenschichten; a Aufnahms- oder Sammelzellen. g zartes Gefässbündel, bloss aus Tracheïden bestehend; s Parenchymscheide. Vergr. 230.

Streben der Pflanze danken, ihr Assimilationssystem überall dort, wo es die Durchleuchtungsverhältnisse noch lohnend erscheinen lassen, in entsprechender Weise zu verstärken. So bildet diese untere Pallisadenschicht, welche auch anderwärts nicht selten vorkommt und deren Zellen gewöhnlich trichterförmig, bisweilen auch sanduhrförmig ausgebildet sind, eine bescheidene Wiederholung des Assimilationssystems der Oberseite. — Für das entgegengesetzte Extrem, die quantitative Ausbildung des Mesophylls betreffend, liefert uns die fertile Blattfiederhälfte von *Asplenium Belangeri* ein schönes Beispiel, welche abgesehen von der beiderseitigen Epidermis, bloss aus zwei Zelllagen besteht, einer Pallisadenschichte und einer Schwammzelllage.

Am Schlusse dieses Abschnittes wollen wir einen nochmaligen kurzen Rückblick auf das Pallisadengewebe werfen. Indem seine Assimilationsprodukte in derselben Richtung auswandern, in welcher die Pallisadenzellen gestreckt sind, werden die producirten Stoffe auf dem denkbar kürzesten Wege aus dem Assimilationssystem hinausgeschafft und demzufolge sind alle Constructionstypen, welche ein Pallisadengewebe aufweisen, vom Standpunkte der beiden Bauprincipien aus betrachtet, die vollkommensten und zweckmässigsten. Die vergleichende Anatomie des Assimilationssystems lehrt denn auch, dass im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Pflanzenformen sehr verschiedenartige Constructionstypen durch Ausbildung eines Pallisadengewebes vervollkommnet wurden; man darf so gewissermassen von einer polyphyletischen Abstammung des Pallisadengewebes sprechen. Bei den Monocotylen lassen sich zwei Urtypen des Assimilationssystems unterscheiden: 1. der Typus der längsgestreckten Assimilationszellen, welche zugleich als Ableitungsgewebe fungiren (1. Typus; *Galanthus, Leucojum, Zygadenus)*; und 2. der Typus der quergestreckten Assimilationszellen, welche zugleich das Zuleitungsgewebe zu den Ableitungssträngen vorstellen (3. Typus; *Gladiolus, Tritonia, Iris germanica)*. Jeder dieser beiden so verschiedenen Urtypen entwickelte sich in dem Sinne weiter, dass die Elemente einer oder mehrerer subepidermaler Zelllagen immer kürzer und kürzer wurden, schliesslich eine zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige Streckung zeigten und sich derart allmählich in Pallisadenzellen umwandelten. Die darunter liegenden Zellschichten blieben unverändert und fungirten nunmehr beim 2. Typus auschliesslich als Ableitungs-, beim 3. Typus als Zuleitungsgewebe. So war selbstverständlich die morphologische Differenzirung zugleich von der physiologischen Arbeitstheilung begleitet oder richtiger gesagt von ihr verursacht. Aus dem 2. Typus wurde nunmehr der fünfte, welcher bei den Monocotylen, namentlich den Liliaceen so häufig vorkommt und durch ein Pallisadengewebe mit darunter gleichmässig ausgebreitetem Ableitungsgewebe charakterisirt wird.[1]) *(Allium, Asphodelus, Ornithogalum* etc.) Aus dem 3. Typus dagegen wurde der neunte, welcher sich bei den Monocotylen gleichfalls einer grossen Verbreitung erfreut und welchen ich in meiner »Vergleichenden Anatomie etc.« mit folgenden Worten gekennzeichnet habe: »Das Assimilationsgewebe besteht gewöhnlich aus Pallisadenzellen. Das Ableitungsgewebe begleitet meistens in Form von Parenchymscheiden die parallel verlaufenden Gefässbündel. Das Zuleitungsgewebe besteht aus quergestreckten chlorophyllführenden Zellen.« Wie bereits oben erwähnt wurde, ist dies der Typus der meisten Gräser, *Carices*, verschiedener *Cyperus*-Arten und Liliaceen. — Dass die vorstehenden Bemerkungen über die historische Ent-

[1]) Vergl. die obige Schilderung dieses Typus.

wickelung des Pallisadengewebes und der betreffenden Constructionstypen mehr sind als blosse Ideen, ergiebt sich daraus, dass noch gegenwärtig zwischen den Urtypen und den aus ihnen hervorgegangenen Constructionsformen zahlreiche Uebergänge thatsächlich vorkommen. Doch würde es mich hier zu weit führen, wenn ich solche Uebergangsformen mit der nöthigen Ausführlichkeit schildern wollte und muss mir dies für eine andere Gelegenheit vorbehalten. —

So wie bei den Algen sehr verschieden geformte Chlorophyllkörper zur Ausbildung kommen, bis das vollkommenste Modell gefunden ist und bei allen höheren Pflanzen zur allgemeinen Verwendung gelangt, ebenso tritt bei den Monocotylen und Gymnospermen eine grosse Mannigfaltigkeit von Constructionsformen des Assimilationssystems auf, bis ein möglichst vollkommener, allen Anforderungen entsprechender Typus construirt ist, der bei den Dicotylen die allgemeinste Verwendung findet. Viel rascher und gleichmässiger schreitet bei den Gefässkryptogamen die Vervollkommnung des Assimilationssystem weiter, bis zu demselben vollkommensten Typus, welcher bei den Dicotylen so allgemein verbreitet ist. —

C. Die Beziehungen des Assimilationssystems zum Licht.

Die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser findet bloss im Lichte statt und wenn auch hinsichtlich dieser Assimilationsbedingung die Ansprüche der verschiedenen Pflanzenarten verschieden sind, wenn sich auch manche Schattenpflanzen mit recht schwachen Lichtintensitäten begnügen, so säumt doch keine Pflanze, ihr Assimilationssystem dort anzubringen, wo es den günstigsten Durchleuchtungsbedingungen ausgesetzt ist. Im Allgemeinen gilt eben der Satz, dass der Assimilationsprocess um so energischer von statten geht, je grösser die Intensität des einfallenden Lichtes ist. So kommt es, dass die Intensität der Beleuchtung für die Anordnung des Assimilationssystems von massgebendster Bedeutung ist. Das Assimilationssystem, mag es was immer für einem Typus angehören, strebt nach einer möglichst peripherischen Lagerung. Dieselbe zeigt sich an jenen cylindrischen oder prismatischen Assimilationsorganen, welche keine ausgeprägte Licht- und Schattenseite aufweisen, am allerdeutlichsten. Die flächenförmig ausgebreiteten Laubblätter, welche sich meist senkrecht zur Richtung des stärksten einfallenden zerstreuten Lichtes orientieren, bringen ihr Assimilationssystem auf der besser beleuchteten Oberseite, oder richtiger gesagt, auf der Lichtseite zur Ausbildung. Denn wenn auch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die morphologische Oberseite des Blattes zugleich die besser beleuchtete Seite vorstellt, so kommt es doch hin und wieder vor, dass durch Torsion des Blattstieles oder der Blattbasis die morphologische Unterseite zur Lichtseite wird. Dies ist z. B. bei *Allium ursinum* der Fall, bei *Alstroemeria*, *Gynerium argenteum* und anderen Gräsern. Gewöhnlich ist diese Anordnung des Assimilationsgewebes durch Vererbung schon so gefestigt worden, dass beim einzelnen Individuum, oder gar bei einem einzelnen Organ desselben die Intensität der Beleuchtung die Anordnung und Ausbildung des assimilirenden Gewebes nicht mehr zu beeinflussen im Stande ist. Bloss für *Thuja occidentalis* ist von FRANK[1] der Nachweis geführt worden, dass je nach Beleuchtung auf der einen oder der anderen Seite des sich entwickelnden Zweiges das Assimilationssystem — in diesem Falle Pallisadengewebe — sich ausbildet. Hier wirkt das Licht als auslösende

---

[1]) Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige von *Thuja occidentalis*, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. IX. Bd. pag. 147 ff.

Agens, welches den Beginn jener Wachsthumsvorgänge einleitet, die zur Bildung von Pallisadengewebe führen.

Gehen wir nun auf eine andere Beziehung des Assimilationssystems zum Lichte über, so liegt die Frage nahe, welche Constructionsformen dieses Systems am vollkommensten durchleuchtbar sind; denn es liegt auf der Hand, dass je geringere Hindernisse das assimilirende Gewebe den eindringenden Lichtstrahlen bereitet, desto tiefer liegende Gewebsschichten zur Assimilationsthätigkeit herangezogen werden können. Jede unnütze Absorption von Lichtstrahlen muss möglichst vermieden werden und je weniger Zellwandungen das Licht zu passiren hat, desto günstiger wird dies für das Assimilationsgewebe sein. Nachdem nun für die Durchleuchtung desselben die senkrecht auf die Oberfläche des Organs auffallenden Lichtstrahlen die wichtigsten sind — das Laubblatt stellt sich ja deshalb senkrecht zur Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes — so ist leicht einzusehen, dass alle Constructionsformen, welche ein Pallisadengewebe aufweisen, die für die Assimilation so nothwendige Durchleuchtung des Gewebes am wenigsten beeinträchtigen. Das Pallisadengewebe entspricht am vollkommensten den Anforderungen, welche bezüglich der Durchleuchtbarkeit an das assimilirende Gewebe gestellt werden und dies ist wol einer der Hauptgründe für seine grosse Verbreitung. Allein man darf dabei nicht vergessen, dass es sich hier um keine direkte Anpassung handelt. Die Gestalt der Pallisadenzellen steht nicht mit den Beleuchtungsverhältnissen im unmittelbaren Causalzusammenhange, sondern mit den Verhältnissen der Stoffleitung, denn nur von diesem letzteren Gesichtspunkte aus lässt sich Gestalt und Orientirung aller gestreckten Assimilationszellen, also auch der quer- und längsgestreckten Zellen, einheitlich erklären.

Die Pallisadenzelle erweist sich auch in anderer Hinsicht als ein sehr zweckmässig gebautes Element. Wie seit den Untersuchungen von BOEHM, FRANK, BORODIN, und STAHL[1]) bekannt ist, zeigen die Chlorophyllkörner in den assimilirenden Zellen verschiedenartige Lagerungen, welche von der Intensität und der Richtung des einfallenden Lichtes abhängig sind. Es lassen sich in dieser Hinsicht zwei Gruppen von Zellen unterscheiden. In die erste Gruppe gehören die Assimilationszellen der Moosblättchen, Farnprothallien, Wasserlinsen, die Blätter von *Elodea canadensis*, *Vallisneria* etc. und schliesslich die Schwammparenchymzellen der typisch gebauten Dicotylen-Blätter. Hier suchen die Chlorophyllkörner im diffusen Licht die von den einfallenden Lichtstrahlen senkrecht getroffenen Wandungen auf, sie zeigen »Flächenstellung«; im direkten Sonnenlichte dagegen werden die zur Richtung des Lichteinfalls parallelen Seitenwandungen besetzt; die Chlorophyllkörner zeigen »Profilstellung«. Zweifellos handelt es sich hier um Wanderungen, welche den Schutz des Chlorophylls oder seiner Assimilationsprodukte gegen den schädlichen Einfluss zu intensiver Beleuchtung zum Zwecke haben. Dieses Ziel wird nun durch die verschiedene Lagerung der Chlorophyllkörner sehr vollständig erreicht, allein auf Kosten der möglichst vollständigen Raumausnützung und wie von STAHL[2]) betont wurde, unter Entfaltung eines bestimmten Kraftaufwandes. Diese beiden Nachtheile fallen in der zweiten Gruppe, welche durch die Pallisadenzellen repräsentirt wird, vollständig hinweg, indem hier die Chlorophyllkörner im diffusen wie im Sonnenlichte in der Profilstellung verharren, d. h.

[1]) Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg. 1880. pag. 297 ff.

[2]) Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeitung. 1880. pag. 868 ff.

die Seitenwandungen occupiren. Von einer nennenswerthen Umlagerung ist hier also nicht die Rede. Weil nun aber die ständige Profilstellung der Körner in den Pallisadenzellen mehr für direkte Insolation berechnet ist, so erweisen sich die Pallisadenzellen, wie STAHL (l. c. pag. 871) hervorgehoben hat, als eine für starke Lichtintensitäten besonders angemessene Zellform. An Pflanzen, welche sonnige Standorte bevorzugen, wie *Peucedanum Cervaria, Linosyris vulgaris, Galium verum*, Distelarten etc. ist deshalb das Pallisadengewebe besonders mächtig ausgebildet.

Bei der Buche sind sogar nach STAHL die im Sonnenlichte entwickelten Blätter wesentlich anders gebaut, als die Schattenblätter. In den ersteren besteht das Mesophyll hauptsächlich aus Pallisadengewebe, in den letzteren aus Schwammparenchym. Uebrigens ist es nicht wahrscheinlich, dass diese verschiedene Ausbildung der Sonnen- und Schattenblätter ausschliesslich auf die verschiedene Lagerungsweise der Chlorophyllkörner zurückzuführen ist. Es macht sich gewiss auch die viel allgemeinere Beziehung geltend, dass wenn die Beleuchtungsverhältnisse günstiger sind, für die Pflanze auch die Ausbildung ihres specifischen Assimilationsgewebes um so lohnender ist. Ferner darf auch der Umstand nicht ausser Acht gelassen werden, dass das Schwammparenchym auch als Transpirationsgewebe fungirt, dass also, um eine bestimmte Transpirationsgrösse zu erzielen, dieses Gewebe in Schattenblättern viel reichlicher ausgebildet sein muss, als in Sonnenblättern.

D. Die Entwickelungsgeschichte des Assimilationssystems.

In weitaus den meisten Fällen geht das Assimilationssystem aus dem Grundparenchym hervor. Bei *Cyperus pannonicus* ist es theilweise als Epen aufzufassen, indem die zwischen den subepidermalen Bastbündeln und den ihnen opponirten Mestomsträngen befindliche Pallisadenzellschicht aus cambialen Zellen entsteht. Bast und Mestom gehen nämlich aus einem einheitlich angelegten Cambiumbündel hervor. Bei verschiedenen *Adiantum*-Arten namentlich aber bei *Didymochlaena sinuosa* ist das typisch ausgebildete Armpallisadengewebe protodermalen Ursprungs. Es bildet die oberflächlich gelegene Zelllage der Blattoberseite, welcher demnach eine Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne vollständig fehlt. Die etwas verdickten Aussenwandungen dieser Pallisadenzellen zeigen allerdings den charakteristischen Bau der äusseren Epidermiszellwände, allein es ist dies nur der anatomische Ausdruck für die Nebenfunction dieser specifischen Assimilationszellen als Hautgewebe.

Schliesslich noch einige Worte über den Vorgang und den Zeitpunkt der Differenzirung des Pallisadengewebes. Ersterer charakterisirt sich stets durch lebhafte radiale Theilungen der meristematischen Mutterzellen, welche gewöhnlich annähernd so hoch als breit sind. Es vollzieht sich gewissermassen vor den Augen des Beobachters die Einschaltung der vom Principe der Oberflächenvergrösserung geforderten Wände; man sieht, dass die Pallisadenzellen nicht bloss durch einfache Streckung von isodiametrischen Meristemzellen zu Stande kommen, wie mehrfach behauptet wurde. Was den Zeitpunkt dieser Wandbildungen betrifft, so ist derselbe, je nach der Species, verschieden. Bei *Ficus elastica* fällt der Beginn der Differenzirung des Pallisadengewebes zeitlich zusammen mit den ersten Differenzirungsvorgängen des Hypoderms, mit der Ausbildung der kleineren Gefässbündel und dem mittleren Entwickelungsstadium des mechanischen Systems. Bei *Caragana frutescens* erfolgt die Anlage des Pallisadengewebes viel früher, nämlich in der Zeit zwischen der Anlage der grösseren und kleineren Gefässbündel. Ebenso bei *Ephedra vulgaris*, in deren Zweigen die Pallisadenzellen und die subepidermalen Bast-Cambiumbündel fast gleichzeitig angelegt werden.

II. Das Leitungssystem.

In allen höher entwickelten Pflanzen finden während der ganzen Vegetationszeit Stoffleitungsvorgänge statt, deren Qualität und Ausgiebigkeit in den verschiedenen Vegetationsphasen eine sehr wechselnde ist. Ehe wir die Bahnen eingehender betrachten, in welchen die Leitung der Stoffe vorzugsweise stattfindet, wollen wir uns zunächst über die Beschaffenheit und ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Stoffe orientiren.

Vor allem findet in der Pflanze ein sehr ansehnlicher Wassertransport statt Der geringste Theil des aufgenommenen und fortgeleiteten Wassers dient als Nährstoff, indem er zwei wichtige Elemente für den Stoffwechsel liefert. Grösser ist schon jene Wassermenge, welche als »Vegetationswasser« am Aufbau der Elementarorgane betheiligt ist, indem es die Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände und des Protoplasmas, sowie den Hauptbestandtheil des Zellsaftes vorstellt. Am grössten aber sind jene Wassermengen, welche in Folge der Transpiration die Pflanzenorgane durchströmen, und eine bedeutendere Abnahme des Wassergehaltes der Pflanze, beziehungsweise ihre Austrocknung verhüten. —

Theils unabhängig von diesem Wasserstrome, theils von ihm mitgerissen, bewegen sich die verschiedenen anorganischen oder organischen Nährstoffe von den Aufnahmsorganen aufwärts in die assimilirenden und wachsenden Pflanzentheile. Bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen, auf welche wir uns hier beschränken wollen, handelt es sich um die sogenannten »Nährsalze«, deren Elemente zum grössten Theile in den »Aschenbestandtheilen« wiederkehren. — Endlich findet in der Pflanze auch eine mehr oder minder ausgiebige Wanderung von plastischen Bildungsstoffen statt, welche aus den assimilirenden Organen nach den entsprechenden Verbrauchsstellen hingeleitet werden, mögen dieselben wachsende Pflanzentheile und Gewebe oder anzufüllende Reservestoffbehälter sein. Hierher gehören verschiedene Kohlehydrate, (Glycose, Stärke), Fette, Proteïnstoffe und Amide. Die Leitung aller dieser verschiedenartigen Stoffe regelt sich ganz nach den jeweiligen Bedürfnissen der Pflanze und ihrer Theile; sie erfolgt von den Wurzeln aufwärts in Stengel und Blätter, aus den Reservestoffbehältern in die ebengenannten Organe und in die Wurzeln, aus den Laubblättern in die Knospen, Blüthen, in reifende Samen und Früchte und wachsende Wurzeln u. s. f. Dabei kann natürlich von einem einheitlichen aufsteigenden und einem absteigenden Saftstrome nicht die Rede sein. Die einstige Lehre von der Saftcirculation in der Pflanze, vom rohen Nahrungssafte und dem verarbeiteten Bildungssafte, beruhte auf einer viel zu weitgehenden Verallgemeinerung einzelner Stoffleitungsvorgänge, welche erst seit den wichtigen Untersuchungen von Sachs in das rechte Licht gestellt wurden. —

Das stoffleitende Gewebesystem der Pflanze ist unter allen Systemen am complicirtesten gebaut; seine Elemente sind von der grössten Formenmannigfaltigkeit. Es erscheint dies begreiflich, wenn wir uns die Verschiedenartigkeit der Stoffe vergegenwärtigen, welche das Leitungssystem zu translociren hat. Dass ein wasserleitendes Element anders gebaut sein muss, als ein eiweissleitendes, liegt auf der Hand. Andererseits wird niemand bezweifeln, dass es im Interesse einer geregelten, stetigen Stoffleitung gelegen ist, für die wichtigsten Stoffe besondere Leitungsbahnen auszubilden und so innerhalb des ganzen Systems dem Principe die Arbeitstheilung den weitesten Spielraum zu lassen.

Wegen des so verschiedenartigen Baues der stoffleitenden Gewebe lassen

sich nur wenige Merkmale angeben, welche Allen gemeinschaftlich sind. Diese wenigen Merkmale erklären sich aus dem allgemeinen Bauprincipe, alle Bewegungshindernisse auf ein möglichst geringes Maass zu reduciren.

Die Art der Stoffbewegung in der Pflanze ist entweder eine molekulare oder eine Massenbewegung. Es kann nicht Aufgabe dieser Abhandlung sein, die bewegende Kräfte, welche in vielfacher Hinsicht noch sehr räthselhaft sind[1], eingehend zu besprechen. Es gehört dies in das Gebiet der »physikalischen Physiologie.« So viel ist aber gewiss, dass mag es sich um Diosmose, Filtration oder was immer für eine Bewegungsform handeln, das Vorhandensein von Querwandungen in den leitenden Geweben der Stoffleitung hinderlich sein wird; vorausgesetzt natürlich, dass die Bewegung im Inneren der Elemente und nicht in den Wandungen von statten geht. Nicht nur, dass eine Massenbewegung selbstverständlich gar nicht möglich ist, wenn ununterbrochene Diaphragmen das leitende Röhrensystem in Fächer theilen, auch jede molekulare Bewegung wird um so schwieriger und langsamer von statten gehen, je häufiger die Querwandungen auftreter und je dicker sie sind. Es ergiebt sich daraus die Notwendigkeit, die Zahl der Querwandungen in den leitenden Geweben möglichst einzuschränken und ihre Durchlässigkeit für die wandernden Stoffe zu erhöhen. Diesen beiden Forderungen gemäss sind 1. die leitenden Elemente von mehr oder weniger langgestreckter Gestalt und 2. die Querwandungen häufig mit zahlreichen Tüpfeln versehen, welche bisweilen zu wirklichen Poren, zu Löchern werden. Diese beiden anatomischen Merkmale sind die einzigen, welche allen leitenden Gewebearten gemeinschaftlich sind.

Ueber das erste dieser Hauptmerkmale ist hier nichts weiter zu bemerken. Bezüglich des zweiten Merkmals ist aber hervorzuheben, dass zwischen der einfachen Tüpfelung der Querwand und ihrer vollständigen Resorption alle Uebergänge vorhanden sind. Eine blosse Tüpfelung der Querwände ist überaus häufig. Schon die Pallisadenzellen, welche ja noch zum Assimilationssystem gehören, zeigen an ihrer unteren Querwand zuweilen Tüpfel, als weiteres Kennzeichen, dass die Assimilationsprodukte in der Längsrichtung der Zellen auswandern. So fand G. KRAUS[2]) im Mesophyll der Cycadeenfiedern den unteren Fuss jeder Pallisadenzelle constant mit einer oder mehreren Poren besetzt. Getüpfelte Querwände sind auch im Leitparenchym, in den Markstrahlen und Parenchymscheiden sehr häufig. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht die Querplatten, durch welche die in den Zwiebelschalen von *Allium Cepa* vorkommenden Milchröhren gefächert werden. Von oben gesehen zeigt sich auf der Platte Tüpfel an Tüpfel, so dass die Aehnlichkeit mit einer »Siebplatte« sehr auffällig ist. Wir haben uns bloss die zarten, schwach verdickten Tüpfelmembranen resorbirt zu denken, um eine typische Siebplatte, welche den charakteristischen Wandtheil der eiweissleitenden Siebröhren vorstellt, vor uns zu haben. Aehnliche Perforationen kommen an den Querplatten der Milchröhren von *Musa* und *Chelidonium*[3]) thatsächlich zu Stande. Was die Siebröhren betrifft, so ist wohl zweifellos, dass ihre durchlöcherten Sieb-

---

[1]) Vergl. das Capitel über »das Saftsteigen« im »Mikroskop« von NÄGELI und SCHWENDENER. 2. Aufl. pag. 378 ff. ferner PFEFFER's Pflanzenphysiologie. I. Bd. pag. 113 ff, 318 ff und an anderen Stellen.

[2]) Ueber den Bau der Cycadeenfiedern, PRINGSHEIM's Jahrbücher für wissensch. Botanik IV. Bd. pag. 326.

[3]) Vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie. pag. 199.

platten gleichfalls nur aus der Weiterbildung von einfach getüpfelten, undurchbrochenen Querplatten hervorgegangen sind. — Im Anschlusse an die Siebröhren wären die Gefässe des Hadromtheiles der Gefässbündel und des Holzkörpers zu nennen, deren Querplatten hier und da noch erhalten und mit einigen grossen Löchern versehen sind, gewöhnlich aber bis auf einen schmalen ringförmigen Rand vollständig resorbirt erscheinen. Eine noch vollständigere Auflösung der Querwände zeigen die Milchsaftgefässe der meisen Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen u. A.; im ausgebildeten Zustande ist von den Querwänden keine Spur mehr zu sehen. Den Schluss dieser ganzen Reihe bilden jene ungegliederten Milchröhren, in welchen Querwände überhaupt gar nicht angelegt werden; welche nicht aus reihenweise verschmelzenden Meristemzellen hervorgehen, sondern in morphologischer Hinsicht einzelnen Zellen gleichwerthig sind. Diese Zellen wachsen zu langen, sich vielfach verzweigenden Schläuchen aus, indem sie sich mit ihren Enden pilzhyphenartig zwischen die benachbarten Zellen eindrängen[1]).

Es könnte jetzt vielleicht die Frage aufgeworfen werden, warum die Pflanze in einem grossen Theile ihrer leitenden Gewebe die hindernden Querwände intact lässt, während sie dieselben in anderen Partien ihres Leitungssystems mehr oder weniger vollständig beseitigt? Die Querwände müssen in jenen Fällen doch mehr sein, als blosse Hemmnisse, sie haben offenbar eine oder mehrere Aufgaben zu erfüllen. Es soll an dieser Stelle bloss auf zwei Umstände aufmerksam gemacht werden, welche das Vorhandensein von Querwänden vortheilhaft erscheinen lassen. Zunächst ist gewiss bemerkenswerth, dass nur in jenen Röhrensystemen, welche Wasser oder doch sehr wässrige, an festen Theilen arme Säfte leiten, die Querwände beseitigt werden, während dort, wo in grösserer Menge Wanderstärke auftritt, wo überhaupt eine grössere Ansammlung der geleiteten Stoffe eine Stauung hervorrufen kann, die Querwände erhalten bleiben und grössere Stauungen verhindern können. Von DEHNECKE wurde in seiner bereits bei früherer Gelegenheit citirten Dissertation die Beobachtung mitgetheilt, dass in den sogen. Stärkescheiden der vertikalen Stengelorgane die Stärkekörner in Folge ihrer Schwere häufig den unteren Querwandungen jeder Zelle auflagern. Je geringer die Anzahl der Querwände, desto grösser und störender werden selbstverständlich diese Stärkeansammlungen sein. Um sie in kleinere Portionen zu zertheilen sind in gewissen Abständen Querwände unerlässlich. Wenn die soeben angedeutete Function der Querwandungen noch eingehenderer Untersuchungen bedarf, so ist in vielen Fällen ihre mechanische Bedeutung als Aussteifungsplatten um so wahrscheinlicher und naheliegender. —

Die bisherigen Auseinandersetzungen basiren auf der Annahme, dass die Stoffleitung im Inneren der Elementarorgane, in einem System von continuirlichen oder gefächerten Röhren vor sich geht. Sie gelten nur theilweise für die Wasserleitung im Holz der Dicotylen, in welchem auch die verdickten Wandungen der mechanischen Elemente als Leitungsbahnen Verwendung finden. Damit wird zwar das Princip der Arbeitstheilung bei Seite geschoben, allein man darf nicht vergessen, dass dieses Princip nicht Selbstzweck ist, sondern in extremer Weise durchgeführt mit dem Principe des möglichst geringen Materialaufwandes in Widerspruch gerathen kann. Im Holzkörper behält dieses letztere Princip die Oberhand.

---

[1]) Vergl. DE BARY, l. c. pag. 199 ff.

A. Die Leitung des Wassers.

Fast alle Untersuchungen über die Wasserleitung in der Pflanze haben den dicotylen Holzkörper zum Ausgangspunkt. Es ist schon ein altes pflanzenphysiologisches Experiment, welches zeigt, dass wenn von einem transpirirenden Zweige ein Rindenring abgelöst wird, die Blätter frisch und turgescent bleiben, während eine Unterbrechung des Holzkörpers alsbald das Welken des Laubes zur Folge hat. Schwieriger, ja bis auf den heutigen Tag noch nicht vollständig gelöst ist die Frage, welchen Elementarorganen des Holzes die Leitung des Wassers zukommt. Bis vor nicht langer Zeit hielt man einzig und allein die Wandungen der Holzzellen für die Leitungsbahnen, in den letzten Jahren gewann aber allmählich die Ueberzeugung mehr Raum, dass auch die Gefässe bei dem Wassertransport in der Pflanze eine bedeutsame Rolle spielen.

1. Die verholzten Zellwände[1]). Nicht in jeder imbibitionsfähigen Zellmembran ist eine gleich schnelle Fortbewegung des imbibirten Wassers möglich. In stark quellbaren Zellhäuten z. B. wird das Wasser mit solcher Kraft festgehalten, dass eine Fortleitung desselben in hohem Grade erschwert ist. Dagegen zeichnen sich die verholzten Zellwandungen durch eine sehr leichte Verschiebbarkeit ihres Imbibitionswassers aus, wodurch eben die specifische Eigenschaft dieser Wandungen, eine rasche Fortbewegung des Wassers zu gestatten, bedingt wird[2]). Wenn nun auch diese Fähigkeit der raschen Wasserleitung nicht an das Vorhandensein eines lebenden Plasmaleibes geknüpft erscheint, so ist es doch eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, dass nur der frische, dem lebenden Stamme oder Zweige angehörige Holzkörper jenes grosse Wasserleitungsvermögen besitzt, während dasselbe dem austrocknenden Holzkörper für immer verloren geht. Es ist dies ein wichtiger, hinsichtlich seiner Ursachen noch unaufgeklärter Unterschied, welcher es wohl gestattet, auch bezüglich der Wasserleitung von todtem und lebendem Holze zu sprechen. Auch mit dem Alter nimmt die Leitungsfähigkeit der Holzzellwandungen ab; es ist dies einer der Gründe weshalb älteres Kernholz für den Wassertransport fast bedeutungslos ist.

Schon bei Besprechung des mechanischen Systems ist hervorgehoben worden, dass das Frühlingsholz das Wasser besser leitet, als das Herbstholz, wobei wir hier von der ungleichen Ausbildung der Gefässe ganz absehen. Bereits UNGER[3]) constatirt eine geringere Durchlässigkeit des Herbstholzes für Wasser. Er brachte eine erwärmte Mischung aus Wachs und Terpentin auf die Querschnittsfläche des Holzes, liess dieselbe in die Gefässe eindringen, erkalten und entfernte dann eine dünne Scheibe, um die Zellwandungen blosszulegen. Das durch eine 1—2 Fuss hohe Wassersäule eingepresste Wasser drang zuerst aus den jüngeren, an das Mark grenzenden Holzpartien hervor. Dasselbe Resultat erzielte WIESNER[4]) bei folgender Versuchanstellung. Aus ein- und demselben frischen Fichtenholze wurden gleich grosse Würfel geschnitten und dieselben bis auf die Querschnittsflächen mit Siegellack verschlossen; dann wurde an dem einen Würfel das Frühlings- und

[1]) Vergl. JULIUS SACHS, Ueber die Porosität des Holzes, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. II. Bd. 2. Heft. pag. 291 ff.

[2]) Vergl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I. Bd. pag. 114 ff.

[3]) Weitere Untersuchungen über die Bewegung des Pflanzensaftes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Bd. 58. I. Abth. 1868. Ich citire hier nach PFEFFER's Pflanzenphysiologie I. Bd. pag. 125.

[4]) Untersuchungen über die Bewegung des Imbibitionswassers im Holze und in der Membran der Pflanzenzellen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 72. Bd. I. Abth. 1875.

Sommerholz, an dem anderen das Herbstholz mit Asphaltlack überzogen und zwar so, dass die transpirirenden Flächen beider Querschnitte gleich gross waren. Die Wasserverluste betrugen bei unverklebtem

	Frühlingsholz	Herbstholz
nach 2 Stunden	0,98 g	0,67 g
„ 24 „	1,46 „	1,13 „

Das gleiche Resultat ergab sich bei Versuchen über das Aufsteigen von Lithionlösungen. Nach diesen Untersuchungen stellt sich also heraus, dass die mechanischen Elemente des Holzes das Wasser um so weniger rasch leiten, je typischer sie als Stereïden ausgebildet sind, dass mithin die Arbeitstheilung im Holzkörper keineswegs so vollständig verwischt ist, wie man anfänglich meinen könnte.

Dass die einzelne Holzzelle das Wasser besser in der Längsrichtung leitet, als in der Querrichtung bedarf hier keiner weiteren Besprechung. Ein entgegengesetztes Verhalten würde Allem widersprechen, was wir über die Beziehungen zwischen dem anatomischen Hauptmerkmale der stoffleitenden Elemente und ihrer physiologischen Function wissen.

2. Die Gefässe. Die physiologische Bedeutung der Gefässe ist zwar überaus häufig erörtert worden, allein noch heute ist dieselbe ein strittiger Gegenstand. Nachdem man in den letzten Decennien die Gefässe fast allgemein als »Tracheen« im physiologischen Sinne, als Durchlüftungskanäle betrachtet hatte, wurden im Laufe der letzten Jahre verschiedene Thatsachen bekannnt, mit welchen jene Annahme schlechterdings unvereinhar ist. So wurde von HÖHNEL[1]) auf experimentelle Weise dargethan, dass die angebliche offene Communication der Gefässe mit den Intercellularräumen, eine Hauptstütze der Auffassung der Gefässe als Durchlüftungskanäle, gar nicht vorhanden ist. Dieselben communiciren weder mit den Spaltöffnungen noch mit den Lenticellen und alle früheren Versuche, aus welchen eine solche Communication hervorzugehen schien, sind entweder fehlerhaft gewesen oder unrichtig interpretirt worden. Nach diesen neueren Erfahrungen hätte man es also in der Pflanze mit zwei, von einander vollständig getrennten Durchlüftungssystemen zu thun, von welchen das tracheale vollkommen geschlossen wäre und nirgends mit der äusseren Atmosphäre communiciren würde. Ein solches Durchlüftungssystem würde einen sonderbaren Gegensatz zu den intercellularen Durchlüftungsräumen bilden und auch im Thierreiche kein Analogon finden. Dazu kommt noch, dass gleichfalls von HÖHNEL eine ältere HARTIG'sche Beobachtung, die geringe Tension der Luft in den Gefässen betreffend, durch neue Versuche vollkommen bestätigt und mannigfach erweitert wurde. Wenn aber in den Gefässen ein »negativer Luftdruck« herrscht, welcher so gross werden kann, dass in transpirirenden, unter Quecksilber abgeschnittenen Zweigen das Quecksilber trotz des grossen capillaren Widerstandes bis zu 70 Centim. hoch eindringt, dann werden die Gefässe wie Saugpumpen fungiren, nicht aber die angrenzenden Gewebe mit Luft versorgen.

Zu diesen Beobachtungen gesellten sich noch andere, welche über den Inhalt der Gefässe ganz unerwartete neue Aufschlüsse gaben. Wiederholt schon wurde von BÖHM[2]) behauptet, dass die Gefässe vieler Pflanzen nicht mit Luft,

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze, PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. XII. Bd. 1879.

[2]) BÖHM's auf diesen Gegenstand bezugnehmende Abhandlungen erschienen in den Landwirthsch. Versuchsstationen, 20. Bd. 1877. pag. 357 ff.; in den Forschungen auf dem Gebiete

sondern mit wässerigem Safte erfüllt seien. Sie führen nicht nur Nachts diesen Inhalt, was auch HÖHNEL zugab (l. c. pag. 121) und zur Erklärung des negativen Luftdrucks in den Gefässen heranzog, sondern die älteren Gefässe sind auch bei Tage, zur Zeit der lebhaften Transpiration safthaltig. Nur die jüngsten Gefässe enthalten tagsüber Luft von geringer Tension. Hier wird nämlich das Nachts in Folge des Wurzeldruckes eingetretene Wasser bei Tage wieder verdunstet und derart erfolgt eine theilweise Entleeruug der Gefässe; da statt des verbrauchten Wassers Luft nicht in genügender Quantität eindringen kann, so muss die Gefässluft wieder verdünnt werden. So erklärt HÖHNEL die geringe Tension der Luft in den jungen Gefässen. Dem gegenüber ist nun auf die von BÖHM gefundene und bereits vorhin erwähnte Thatsache Gewicht zu legen, dass alle älteren Gefässe auch während des Tages Saft führen; ihre Function als wasserleitende Röhren erfährt keine Unterbrechung. Das Erfülltsein der Gefässe mit Wasser kann sowol auf mikroskopischem wie auch auf experimentellem Wege demonstrirt werden. Von BÖHM wurde zu diesem Behufe folgender einfache Versuch angestellt. Zweige von *Acer*, *Aesculus*, *Betula*, *Tilia* etc., welche 1—2 Centim. dick und gegen 50 Centim. lang sind, werden von einem Ende aus unter Quecksilberdruck mit Luft injicirt. Es erweisen sich hierbei entweder alle Gefässe des Querschnittes oder doch die des peripheren Holzes bei einem Ueberdrucke von einer Atmosphäre als impermeabel; oft wird aus denselben eine bald versiegende zuckerhaltige Flüssigkeit ausgetrieben. Daraus folgt, dass die Gefässe wasserhaltig sind, wenn auch damit noch nicht gesagt ist, dass das Wasser continuirliche Fäden bildet, und die Gefässe auf grosse Strecken hin erfüllt; dass letzteres aber wirklich der Fall ist, geht aus dem Umstande hervor, dass frisch abgeschnittene Zweige für Wasser schon bei sehr geringem Drucke durchlässig sind. Wenn man auf die obere Schnittfläche eines solchen vertikal gehaltenen Zweiges, welcher selbst mehr als meterlang sein kann, einen Wassertropfen setzt, so dringt alsbald aus der abwärts gekehrten Schnittfläche ein Wassertropfen hervor. BÖHM folgert aus diesem Versuche mit Recht das Vorhandensein von continuirlichen Wasserfäden im saftleitenden Holze. Dagegen schloss SACHS[1]) aus demselben Versuche, welchen er mit frischem Tannenholze anstellte, auf die grosse Leitungsfähigkeit der verholzten Zellwandungen, welche in diesem Ausmaasse allerdings staunenerregend wäre. Dass der erwähnte Versuch auch mit frischem wasserreichen Tannenholze gelingt, welches doch gefässlos ist, erklärt sich wol einfacher und natürlicher aus dem Vorhandensein von gefässartig zusammenhängenden Tracheïdensträngen, welche so wie die echten Gefässe ein System von ununterbrochenen Röhren bilden, und in welchen continuirliche Wasserfäden auftreten.

Wenn also als feststehend zu betrachten ist, dass die Gefässe — mit Ausnahme der jüngsten — keineswegs Luft enthalten, sondern auch zur Zeit der lebhaftesten Transpiration Wasser führen, so ist damit schon gesagt, dass diese Röhren das Wasser zugleich auch leiten. Denn dass bei der fortdauernden raschen Erneuerung des im Holze vorhandenen Wassers der in den Gefässen enthaltene Theil desselben keine Ausnahme machen wird, ist selbstverständlich.

---

der Agrikulturphysik I. Bd.; und in der Bot. Zeitung unter dem Titel: Ueber die Function der vegetabilischen Gefässe, Jahrg. 1879. pag. 227 ff.; vergl. auch die Abhandlung desselben Autors »Ueber die Ursache der Wasserbewegung und der geringeren Lufttension in transpirirenden Pflanzen«. Bot. Ztg. 1881. Nr. 49 und 50.

[1]) Ueber die Porosität des Holzes, Arbeiten des Würzburger bot. Instituts. II. Bd. I. H[illegible] pag. 296.

Alle künftigen Untersuchungen über die Function der Gefässe werden demnach wol in erster Linie ihre Eigenschaft als Wasserleitungsröhren zu berücksichtigen haben. Ferneren Untersuchungen bleibt es auch vorbehalten, zu ermitteln, in welchem Verhältnisse die durch das Gefässsystem beförderte Wassermenge zu dem in den verholzten Zellwandungen aufwärts geleiteten Quantum steht. Dieses Verhältniss wird natürlich ein sehr variables sein, doch erscheint es schon jetzt nicht unwahrscheinlich, dass in den verholzten Zellhäuten der Wassertransport geringer ist, als man nach den gegenwärtig herrschenden Ansichten voraussetzen möchte. Die Arbeitstheilung im Holzkörper ist vielleicht doch schärfer durchgeführt, als man nach unseren damaligen Kenntnissen anzunehmen berechtigt ist. — Schliesslich muss auch erwähnt werden, dass erst künftige Untersuchungen über die Ursachen der Wasserbewegung in den Gefässen vollständig klaren Aufschluss werden geben können.

Ueber die Beziehungen zwischen Bau und Anordnung der Gefässe und ihrer wasserleitenden Function ist begreiflicherweise noch wenig Positives mitzutheilen. Die so charakteristischen Verdickungsmassen ihrer Wandungen, nach welchen Ring- und Spiralgefässe, Netz- und Leitergefässe etc. unterschieden werden, haben wol die Aufgabe, eine genügende Aussteifung der Röhren zu bewerkstelligen, ohne einem eventuellen Stoffaustausch mit den benachbarten Elementen hinderlich zu sein. Dass die ersten Gefässe, welche in einem jungen, in Streckung begriffenen Organe ausgebildet werden, ring- oder spiralförmig verdickt sind, erklärt sich aus dem Umstande, dass bloss diese beiden Verdickungsweisen eine weitgehende Dehnung der verdickten Gefässwandungen zulassen. Thatsächlich rücken die Ringe und Spiralwindungen der jungen Gefässe in dem Maasse als sich das Organ streckt, immer weiter auseinander. Dass zwischen netzförmig verdickten und getüpfelten Gefässwandungen keine scharfe Grenze existirt, darf hier als bekannt vorausgesetzt werden. Ebenso giebt es zwischen den einfachen und den sogen. behöften Tüpfeln Uebergänge[1]), welche aber auf die unbekannte Function der Hoftüpfel gegenwärtig noch kein Licht zu werfen vermögen. Die einfachen Tüpfel besitzen bekanntlich einen überall fast gleich weiten Tüpfelkanal. Bei den Hoftüpfeln dagegen erweitert sich dieser Kanal nach aussen in sehr beträchtlicher Weise, und nachdem die Tüpfel zweier benachbarter Gefässe miteinander correspondiren, kommt auf diese Weise ein linsenförmiger Tüpfelraum zu Stande, welcher durch die dünne Mittellamelle in zwei Hälften getheilt wird; gewöhnlich wächst die Mittellamelle derart in die Fläche, dass sie sich später einer von den beiden Tüpfelwänden dicht anlegt. Jener mittlere Theil dieser zarten Membran, welcher über der runden oder spaltenförmigen Aussenmündung des Tüpfelraumes zu liegen kommt, verdickt sich gewöhnlich und bildet ein kleines Deckelchen. Der ganze Apparat ist also von verhältnissmässig complicirtem Bau. Sein so allgemein verbreitetes Vorkommen scheint eine wichtige Function anzudeuten, über welche aber derzeit bloss Vermuthungen statthaft sind. RUSSOW[2]) hält die Ansicht, dass der Hoftüpfel ein Klappenventil vorstelle, für die plausibelste, allein zur Begründung dieser allerdings sehr ansprechenden Vermuthung fehlen gegenwärtig noch die meisten Anhaltspunkte. Es wäre hierzu vor Allem eine genauere Kenntniss der Luft- und Saftbewegung im Holzkörper erforderlich.

---

[1]) Vergl. SCHWENDENER, Mechanisches Princip. pag. 110.

[2]) Ueber die Entwickelung des Hoftüpfels; Sitzungsberichte der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft. Jahrg. 1881. pag. 110.

Zum Schlusse sei hier noch mit einigen Worten auf die sogen. Thyllen hingewiesen. Dieselben bestehen aus rundlichen Zellen, welche das Innere eines Gefässes auf grössere oder kleinere Strecken hin oft dicht erfüllen. Sie kommen durch das Auswachsen von benachbarten Parenchymzellen zu Stande, deren Wandungen sich in das Innere des Gefässes einstülpen und zu Aussackungen werden, die sich durch Querwände von den Mutterzellen abgrenzen. Die Thyllen scheinen Verstopfungs-Einrichtungen vorzustellen. Denn wenn sie auch in älteren unverletzten Gefässen auftreten, so entwickeln sie sich doch besonders häufig unter den Schnittflächen der Aststumpfe und an den beiderseitigen Enden von Stecklingen.[1])

B. Die Leitung der Nährsalze und Aschenbestandtheile.

Die aus dem Boden aufgenommenen Nährsalze schlagen zweifellos dieselben Leitungsbahnen ein, auf welchen das Wasser aus den Wurzeln aufwärts transportirt wird. Die Identität der Leitungswege ergiebt sich schon aus dem Umstande, dass durch den aufsteigenden Wasserstrom ein wahrscheinlich sehr beträchtlicher Theil der gelösten Nährsalze mitgerissen wird. Es ist nicht anzunehmen, dass jener Theil der aufgenommenen Nährsalze, deren Bewegung unmittelbar von den ernährungs-physiologischen Bedürfnissen der Pflanze geregelt wird, andere Leitungsbahnen einschlägt.

Ueber die Translokation der Aschenbestandtheile[2]) ist gegenwärtig noch wenig bekannt. Es scheint aber gewiss zu sein, dass dieselben zum grössten Theile gemeinschaftlich mit den plastischen Bildungsstoffen translocirt werden, zum Theile vielleicht auch in chemischer Verbindung mit denselben. — Besondere Leitungsbahnen für Nährsalze und Aschenbestandtheile scheinen nicht zu existiren.

C. Die Leitung der plastischen Bildungsstoffe.

1. Die stickstofflosen Baustoffe. Die hier in Betracht kommenden Stoffe sind vor Allem die Kohlehydrate und zwar Glykose und Stärke. Ihre Leitungsbahnen sind in der Regel parenchymatische Zellenzüge, welche in den Blättern die Parenchymscheiden und das Parenchym der »Nerven«, in Blattstielen und Stengeln vorzugsweise das Rindenparenchym, im dicotylen Holzkörper das »Holz- und Markstrahlenparenchym« bilden. Diese hauptsächlich der Stoffleitung dienenden Gewebe sollen hier unter der Bezeichnung »Leitparenchym« zusammengefasst werden.

Wenn auch die einfachen Gefässbündelscheiden des Blattes allmählich und continuirlich in das Parenchym des Blattstieles und mit diesem in das Grundgewebe des Stengels übergehen, so betheiligt sich doch in den letztgenannten Organen das Parenchym nicht gleichmässig an der Stoffleitung. Gewöhnlich findet eine Einengung, eine Lokalisirung der Leitungsbahnen statt, indem vorzugsweise die den Gefässbündeln benachbarten Zellen mit der Stoffleitung betraut werden. So kommen die sogen. Stärkescheiden (Sachs) oder Zuckerscheiden (de Vries) zu Stande, von denen sich namentlich die ersteren oft scharf differenziren und durch ihren reichen Inhalt an feinkörniger Wanderstärke von den angrenzenden Zellen sehr deutlich abheben. Die anatomischen Merkmale dieser Scheiden sind wohl nicht ausreichend, um ihre Bevorzugung gegenüber den angrenzenden Parenchymzellen erklärlich zu machen. »Wir müssen die Einengung von Glykose oder Stärke auf einzelne Zellenzüge als eine Folge relativ

[1]) Vergl. Boehm, Ueber die Function der Gefässe. Separatabdruck. pag. 15.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. Bd. pag. 327.

überwiegender osmotischer Anziehungskraft (die von Umwandlung der diosmirenden Produkte abhängt) ansehen, welche es der Stärkescheide und den benachbarten Zellen ermöglicht, bei geringerer Stoffmenge fast Alles an sich zu reissen.«[1])

Diese Einengung der Leitungswege findet aber bloss statt, wenn die Menge der wandernden Stoffe keine beträchtliche ist. Bei ausgiebiger Stoffwanderung dagegen, wie z. B. in Keimpflanzen und Frühjahrstrieben wird das gesammte Leitparenchym als Leitungsbahn benützt. So gewährt der Strom der wandernden Stoffe das Bild eines regulirten Flusses oder Stromes mit seinem für niedrigen oder mittleren Wasserstand berechneten Bette und seinem Inundationsgebiete, dass vom Hochwasser überschwemmt wird.

2. Die stickstoffhaltigen Baustoffe wandern hauptsächlich in Form von Proteïnsubstanzen. Die Leitungsbahnen derselben zeichnen sich durch eine scharfe Differenzirung aus und werden von den Siebröhren und Cambiformzellen repräsentirt, welche zusammen das Leptom (den Weichbast oder Siebtheil) des Gefässbündels bilden.

In den ringsum geschlossenen Cambiformzellen können bloss lösliche Eiweissubstanzen translocirt werden; dieselben sind zartwandige, gestreckte Zellen, mit prosenchymatischen Enden und feinkörnigem Plasmakörper. Die Siebröhren dagegen sind Zellfusionen, in welchen auf grössere Strecken hin eine Massenbewegung der Inhaltsstoffe möglich ist. Es scheint demnach auch im Leptomtheile das Princip der Arbeitstheilung zur Geltung gekommen zu sein, indem es zur Leitung der leichter löslichen Proteïnstoffe das Cambiform, zur Leitung der schwer löslichen die Siebröhren bestimmte.

Mit den Siebröhren, welche zu den vollkommensten Leitungsbahnen der Pflanze gehören, haben wir uns hier noch etwas näher zu beschäftigen.

Die Siebröhren entstehen aus Längsreihen von gestreckten Zellen, welche noch späterhin als ihre Glieder unterscheidbar sind. Dieselben sind von einander in den primären Gefässbündeln durch quergestellte, im secundären Leptom der Dicotylen dagegen durch sehr schief gestellte Wandungen getrennt. Die Siebplatten entstehen aus scharf umgrenzten Partien dieser Trennungswände, welche von runden oder polygonalen Poren dicht und gleichmässig besät sind. Diese Poren sind wirkliche Löcher und der Ausdruck Siebplatte ist demnach vollkommen bezeichnend. Die Weite der Poren bleibt sich an ein- und derselben Siebplatte nicht immer gleich. Indem die Platte ein allseitiges callöses Dickenwachsthum zeigt, verengern sich die Poren und werden unter Umständen auch ganz geschlossen. Durch die leichte Löslichkeit der Callusmasse ist aber die Möglichkeit gegeben, enge Poren wieder zu erweitern oder geschlossene zu öffnen. Der Callus stellt also, wie auch von WILHELM[2]) hervorgehoben wurde, eine Vorrichtung vor, welche eine je nach Bedarf verschiedene Weite der Poren ermöglicht. Wenn z. B. vor Eintritt der Winterruhe häufig ein vollständiger Verschluss der Siebporen bewerkstelligt und damit jede Massenbewegung in den Röhren sistirt wird, so kann dies nur als eine vortheilhafte Einrichtung bezeichnet werden

Dass nach dem Gesagten die Siebplatten auch in functioneller Hinsicht wirkliche Siebe vorstellen, liegt wohl auf der Hand. Ueber jeder horizontalen

---

[1]) PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I. Bd. pag. 332.

[2]) Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen. Lpzg. 1880. pag. 73.

Siebplatte ist gewöhnlich eine Schleimansammlung wahrnehmbar, sei es in Gestalt einer dünnen Platte oder eines ziemlich hohen Pfropfes. Dieser protoplasmatische Schleim dringt durch die Siebporen und communicirt so mit dem Schleiminhalte des nächsten Siebröhrengliedes. Die Siebplatten hemmen also bis zu einem gewissen Grade die Massenbewegung des protoplasmatischen Schleimes und eine solche Hemmung liegt offenbar im Interesse eines stetigen, gleichmässig raschen Transportes. Besonders erwähnenswerth ist es auch, dass die Schleimansammlungen über den Siebplatten in sehr vielen Fällen zahlreiche kleine Stärkekörnchen enthalten, welche die Platte dicht bedecken und von derselben augenscheinlich aufgehalten werden sollen. Wenn BRIOSI in den Poren Stärkekörnchen stecken sah, so ist daraus nicht zu folgern, dass die Siebröhren auch die Translocirung geformter Stärke zu vollziehen haben, sondern es ist daraus einfach der Schluss zu ziehen, dass die betreffende Siebplatte nicht genug enge Poren besass, um die Stärkekörner vollständig aufzuhalten. Nur eine gründliche Verkennung der Beziehungen zwischen Bau und Function der Gewebe konnte die erstere Schlussfolgerung aufkommen lassen, welche gegenwärtig übrigens ziemlich allgemein perhorrescirt wird.[1])

Auf die mechanischen Ursachen der Bewegung des Siebröhreninhaltes, auf die Abhängigkeit der Strömung von Turgescenzänderungen der Gewebe, sowie auch auf andere, die rein physiologische Seite des Gegenstandes berührende Fragen kann in dieser Abhandlung umsoweniger eingegangen werden, als unsere derzeitigen Kenntnisse in dieser Hinsicht noch sehr fragmentarisch sind. —

Bisher war stets von der Leitung der Proteïnstoffe die Rede. Die stickstoffhaltigen Baustoffe wandern aber auch häufig als Amide, von welchen nach den Untersuchungen von PFEFFER u. A. namentlich das Asparagin zu nennen ist. Als Leitungsbahnen dienen demselben die Zellenzüge des die Kohlehydrate translocirenden Leitparenchyms.

Zu den Leitungsorganen für plastische Bildungsstoffe sind höchst wahrscheinlich auch die Milchröhren zu rechnen. Die in ihnen enthaltenen Milchsäfte enthalten zwar verschiedene Stoffe, welche als Endprodukte des Stoffwechsels in ernährungsphysiologischer Hinsicht werthlos sein dürften, wie Harze, ätherische Oele, Kautschuk etc., allein neben diesen kommen im Milchsafte auch grössere oder kleinere Quantitäten von Kohlehydraten (Stärke, Glykose), Eiweisssubstanzen und Fetttröpfchen vor. Von FAIVRE[2]) wurde beobachtet, dass bei *Tragopogon porrifolius* der Milchsaft im Dunkeln verschwindet, im Lichte aber wieder neugebildet wird. Er constatirte ferner den Verbrauch des Milchsaftes bei raschem Wachsthum einzelner Organe; bei *Morus alba* ist der Milchsaft im Winter trüber, also substanzreicher als im Sommer und auch SACHS fand, dass in verdunkelten Blüthensprossen von *Ipomoea purpurea* der Milchsaft eine wässerige Beschaffenheit annahm, während derselbe in den beleuchteten Organen der Pflanze trübe war. Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen geht deutlich hervor, dass der Milchsaft plastische Baustoffe enthält und dass die Milchröhren einestheils als Reservestoffbehälter (?), anderentheils als stoffleitende Organe fungiren.[3])

---

[1]) SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. pag. 682; DE BARY, Vergleichende Anatomie pag. 187; C. WILHELM, l. c. pag. 73.

[2]) FAIVRE's diesbezügliche Abhandlungen erschienen in den Annales d. sc. nat. V. Série. T. VI. (1866) u. T. X. (1869); ferner in den Mémoires de l'academie de Lyon. T. XXIII. 1878.

[3]) Während der Correctur dieser Abhandlung kam dem Verf. derselben eine grössere Schrift

D. Bau und Anordnung des Leitungssystems.

Nachdem wir in den bisherigen Abschnitten die verschiedenen Elementarorgane der Stoffleitung kennen gelernt, wollen wir jetzt einen kurzen Ueberblick auf die verschiedenen Arten ihrer Vereinigung zu stoffleitenden Gewebecomplexen zu gewinnen suchen. Es soll dabei zunächst bloss auf die primäre Anordnung der Gewebe Rücksicht genommen werden. Den Holzkörper der Dicotylen wollen wir einer gesonderten Betrachtung unterziehen.

Den einfachsten Bau zeigen jene Bündel des Leitungssystems, welche entweder bloss aus wasserleitenden, aus eiweissleitenden oder aus Kohlehydrate leitenden Elementen bestehen. So setzen sich die feinen Gefässbündelanastomosen in Blättern und Stengelorganen häufig bloss aus einigen Tracheïden zusammen, welche zarte Wasseradern vorstellen. Dieselben sind allerdings meistens von glykoseleitenden Gefässbündelscheiden umgeben, in diesem Falle also nicht hierher gehörig. Allein es kommt auch vor, dass diese Wasseradern in Baströhren verlaufen, wie z. B. in derben Monocotylenblättern *(Rhapis, Vanda fulva)* oder in den flügelartigen Deckblättern des Fruchtstandes der Linde.

Viel häufiger sind zarte Leitbündel, welche bloss aus eiweissleitenden Elementen, aus Cambiformzellen und Siebröhren bestehen. In allen Organen durch welche ein ausgiebiger Eiweisstransport stattfindet, vor Allem in Blüthenschäften, kommen neben den gewöhnlichen Gefässbündeln solche eiweissleitende Leptomstränge nicht selten vor. Im Blüthenschaft von *Plantago lanceolata* verlaufen zwischen den grösseren und kleineren Gefässbündeln, welche sich innen an den Bastring anlehnen, zahlreiche solcher ganz kleiner Leptombündelchen, deren Querschnittscontouren meist dem Umrisse einzelner Parenchymzellen gleichkommen. Endlich können auch jene glykoseleitenden Zellenzüge, welche gewöhnlich die zarten Gefässbündel der Laubblätter umscheiden, zu selbständigen zarten Leitparenchymsträngen zusammentreten; ich habe dieselben im Blatte von *Ficus elastica* beobachtet, wo sie häufige Anastomosen zwischen den gewöhnlichen Leitbündeln herstellen.

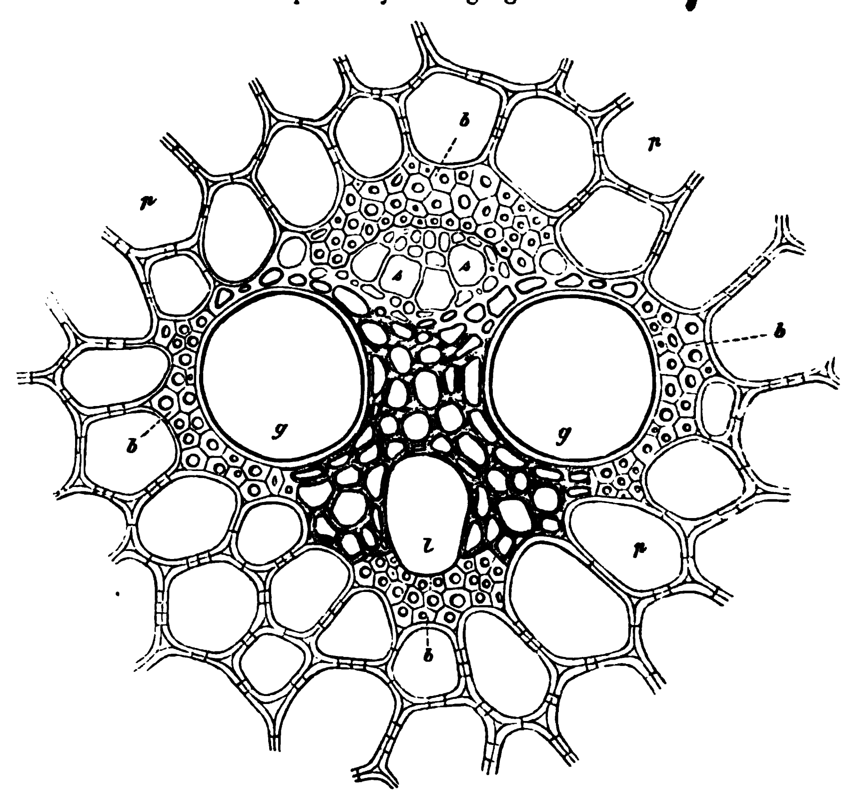
In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vereinigen sich die im Vorstehenden als isolirt geschilderten Leitungsstränge zu gemeinschaftlich verlaufenden Bündeln. Ein vollständiges Leitbündel im anatomisch-physiologischen Sinne setzt sich demnach aus drei verschiedenen Arten von Gewebesträngen zusammen. Die eiweissleitenden Elemente bilden den zarten Leptomtheil des Bündels; die wasserleitenden Gefässe und Tracheïden, zu welchen sich auch häufig Holzparenchym gesellt, bilden den derben Hadromtheil. Diese zusammen als Gefässbündel bezeichneten Theile werden noch von den die Hauptmenge Kohlehydrate leitenden Parenchymscheiden umschlossen.

Da jede dieser drei stoffleitenden Gewebearten in ihrer Function von den sie begleitenden Strängen unabhängig ist, so darf die Frage nicht als überflüssig bezeichnet werden, aus welchen Gründen die Pflanze in weitaus den meisten Fällen die Vereinigung dieser Stränge zu gemeinschaftlichen Leitbündeln dem isolirten Verlaufe jener Stränge entschieden vorzieht? Diese Gründe sind derzeit noch nicht klar zu übersehen. Sie scheinen u. A. in der individuellen und

---

über »die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia Lathyris* L.« von J. SCHULLERUS zu, welche in den Abhandlungen des Vereins der Provinz Brandenburg XXIV. erschienen ist. SCHULLERUS gelangte u. A. zu dem Ergebnisse, dass der Milchsaft der genannten Pflanze ein Bildungssaft ist, und dass die Milchsaftschläuche ausschliesslich als Leitungsröhren und nicht als Reservestoffbehälter fungiren.

historischen Entwickelungsgeschichte zu liegen. Es unterliegt nämlich keinem Zweifel, dass die aus Leptom- und Hadrom-Elementen bestehenden Leitbündel der höher entwickelten Pflanzen aus leitenden Gewebesträngen hervorgingen, welche das Princip der Arbeitstheilung noch nicht erkennen liessen und aus lauter gleichmässig geformten Zellen zusammengesetzt waren. Solche Urleitbündel besitzen auch heute noch die Stämmchen der Laubmoose. Aus ihnen entstanden durch allmählich fortschreitende Gewebedifferenzirung die Leitbündel der »Gefässpflanzen«. Historisch betrachtet sind also die isolirt verlaufenden Leptom- und Hadrombündel und Leitparenchymstränge gewissermassen aus der Auflösung



(B. 282.) Fig. 23.

Collaterales Gefässbündel aus dem Halm von *Bambusa Simonii* mit Bastbelegen. g grosse getüpfelte Gefässe; l intercellulare Luftlücke — dazwischen Gefässe und Tracheiden; ss Siebröhren, darüber Cambiform, welches auch gegen innen zu die Siebrohren umsäumt; bb die 4 Bastsicheln; die oberste zum Schutze des Leptoms; die beiden seitlichen zum Schutze der beiden grossen Gefässe; pp starkwandiges Grundgewebe.

der gewöhnlichen Leitbündel in ihre Hauptbestandtheile hervorgegangen. Und wer dies nicht gelten lassen möchte, wird doch der Annahme zustimmen, dass jene isolirten Bündelchen später erworbene anatomische Eigenthümlichkeiten, dass sie jüngeren Datums seien, als die typischen Leitbündel.

Nach der Anordnung des Leptoms und Hadroms unterscheidet man drei Hauptformen von Gefässbündeln; die collateralen, concentrischen und radialen Bündel.

Ein collaterales Gefässbündel kommt zu Stande, wenn Leptom- und Hadromtheil nebeneinander verlaufen und sich dabei seitlich berühren. Wird

einHadromstrang von zwei einander gegenüberstehenden Leptombündeln begleitet, so pflegt man dies Gefässbündel als bicollateral zu bezeichnen. Den erstgenannten Bau zeigen die Gefässbündel im Stamm und Blatt der Phanerogamen; ferner im Stamm der Equiseten, der Ophioglosseen, der Farngattungen *Osmunda* und *Todea* und die kleineren Gefässbündel in den Blattspreiten der meisten Farne. Im Stamme sind die Bündel gewöhnlich so orientirt, dass das Leptom der Peripherie, das Hadrom dem Centrum zugekehrt ist. Im dorsiventralen Blatte ist die Anordnung eine gleichsinnige, in dem sich das Leptom der Ober-, das Hadrom der Unterseite des Blattes zukehrt. Die Ursachen dieser meist sehr constanten Lagerung sind bisher noch unaufgeklärt. Bei der Lösung dieser Frage handelt es sich zunächst um die Beantwortung der Vorfrage, welches die primäre anatomische Thatsache sei, die Orientirung des Gefässbündels im Stamme oder seine Orientirung im Blatte? Da die kleineren Gefässbündel in den Wedelspreiten der Farne collateral gebaut sind und die in Rede stehende Orientirung zeigen, während die Stammbündel den später zu erläuternden concentrischen Bau besitzen, so ergiebt sich hieraus für die Farne mit Nothwendigkeit, für die Phanerogamen mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass der collaterale Bau des Gefässbündels und seine Orientirung im flachausgebreiteten Laubblatte eine primäre anatomische Thatsache ist. Unterstützt und noch näher beleuchtet wird diese Annahme durch die Beobachtung, dass zwischen dem collateralen Bau der Farngefässbündel und dem dorsiventralen Bau des Mesophylls der Blattspreiten ein Parallelismus herrscht, aus welchem hervorgeht, dass der collaterale Bau der Gefässbündel selbst nur ein Glied in der Kette jener anatomischen Erscheinungen vorstellt, welche zusammen den dorsiventralen Bau des ganzen Blattes ausmachen. So wie die Dorsiventralität des Mesophylls, nämlich das Auftreten des Pallisadengewebes auf der Oberseite, des Schwammparenchyms auf der Unterseite des Blattes, im Dienste der Function des ganzen Laubblattes steht, ebenso wird auch die oben erwähnte Orientirung der Gefässbündel von irgend einem Vortheile begleitet sein, der aber bis jetzt noch gänzlich unbekannt ist[1]). —

Vor der soeben besprochenen normalen Orientirung der collateralen Gefässbündel kommen zuweilen Abweichungen vor; es kann sogar genau die umgekehrte Orientirung eintreten. Solche Fälle besitzen aber für uns kein weiteres Interesse, da sie eben nur neue und noch complicirtere Räthsel sind, als die normale Lagerung.

Von einem concentrischen Bau des Gefässbündels pflegt man zu sprechen, wenn einer der beiden Hauptheile die Mitte einnimmt und von dem anderen scheidenförmig rings umgeben wird. In den meisten Fällen bildet der Hadromtheil die Mitte, das Leptom die Umhüllung: derartig sind die Gefässbündel im Stamme und mit Ausnahme der kleineren Bündel auch im Laube der Farne gebaut. Auch verschiedene Dicotylen sind hierher gehörig[2]). Die umgekehrte Anordnung der beiden Gefässbündeltheile zeigen die peripherisch gelegenen Enden der Blattspurbündel in manchen Monocotylen-Rhizomen (*Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus, Acorus calamus.*) Was die Beziehungen dieser beiden Anordnungsweisen zum collateralen Gefässbündelbau betrifft, so ist es zweifellos, dass das collaterale Bündel aus dem concentrischen mit centralem Hadromtheil

[1]) Eingehender findet man dieses Thema in meiner Abhandlung »Ueber collaterale Gefässbündel im Laube der Farne« Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 84 B. I. Abthl. 1881 besprochen.

[2]) Vergl. die vollständige Aufzählung in DE BARY's Vergl. Anatomie. pag. 353 ff.

hervorgegangen ist, während umgekehrt das concentrische Bündel mit centralem Leptomtheil aus dem collateralen entstanden ist. Die Ursachen und Vortheile dieser Umwandlungen sind aber noch gänzlich unbekannt.

Die radialen Bündel charakterisiren sich durch eine strahlige Anordnung des Leptoms und Hadroms. Der Hadromtheil bildet radiale Platten in grösserer oder geringerer Anzahl, zwischen welchen das Leptom in ebenso vielen isolirten Streifen auftritt. Im Centrum des Bündels kommt oft ein parenchymatisches Markgewebe oder Bast zur Ausbildung. Weil dieser Typus in den meisten Wurzeln, also in zugfesten Organen zur Anwendung kommt, so werden auch zwischen die einzelnen Radien der Gefässbündeltheile die Elemente des mechanischen Systems vertheilt, da sie oft nur auf diese Weise ihre vom mechanischen Principe vorgezeichnete centrale Lagerung einnehmen können. Auch bezüglich der radialen Bündel müssen erst künftige Untersuchungen über die physiologische Bedeutung ihres anatomischen Baues Aufschluss geben. —

Auf die seit NÄGELI so vielfach untersuchten Details bezüglich des Längsverlaufes der Gefässbündel in Stämmen und Blättern kann hier nicht näher eingegangen werden. Bloss ganz im Allgemeinen sei hier hervorgehoben, dass im Verlaufe der Gefässbündel als oberstes Anordnungsprincip die möglichst rasche und ausgiebige Versorgung aller Organe mit jenen Nähr- und Baustoffen zur Geltung kommt, welche die betreffenden Organe für ihr Wachsthum und ihre Function benöthigen. Durch die Anordnung der Gefässbündel wird demnach auch jene häufige Ungleichheit der äusseren Ernährungs-Bedingungen unwirksam gemacht, welche an sich einen ungleichmässigen Aufbau, eine gestörte Architektonik der Pflanzenform bedingen könnte. Im Längsverlaufe der Gefässbündel macht sich nicht nur eine oft bewundernswerthe Regelmässigkeit, sondern auch eine nicht minder grosse Zweckmässigkeit geltend und es wäre ein lohnendes Beginnen, auch auf diesem Gebiete die Uebereinstimmung zwischen Anordnung und Function an zahlreichen Beispielen darzulegen. —

Was die Anordnung der Gefässbündel auf dem Querschnitte des Stammes betrifft, so muss ich hier gleichfalls alle Details beiseite lassen. Es soll hier bloss die von SCHWENDENER[1]) constatirt centripetale Tendenz der Gefässbündel in den Stammtheilen der Monocotylen erwähnt werden. Wo sich diese Tendenz in schwach gebauten Rhizomen zeigt, z. B. bei *Hemerocallis fulva, Agave americana. Sagittaria sagittaefolia*, oder in den Stammorganen von Wasserpflanzen, welche nur in ganz geringem Masse dem Zuge ausgesetzt sind, z. B. bei *Potamogeton crispus, Najas, Ruppia, Hydrilla* etc. da hat dieses Zurückweichen der leitenden Stränge mit den mechanischen Verhältnissen offenbar nichts zu thun. Dass aber andererseits in biegungsfesten Organen ein Zurückweichen der Leitbündel von der auf Zug und Druck am stärksten beanspruchten Peripherie und eine Annäherung an die neutrale Achse vortheilhaft ist, kann nicht geleugnet werden. —

Eine gesonderte Besprechung erfordert die Vertheilung der leitenden Gewebeelemente im Holze der dicotylen Laubbäume. Bereits bei Besprechung des mechanischen Systems wurde auseinandergesetzt, dass im »Jahresringe« des Holzkörpers die leitenden Elemente nicht bündelweise auftreten, wie in den Bastringen vieler Monocotylen und Dicotylen, sondern dass dieselben in ein Maschenwerk auseinandergedrängt sind, welches aus einzelnen Zellenzügen besteht. Zwischen den-

[1]) Mechanisches Princip. pag. 124.

selben befinden sich die mechanischen Elemente, die Libriformzellen. Begreiflicherweise wird diese Vertheilung der Gefässbündelelemente nicht so weit gehen dürfen, dass eine vollständige Isolirung derselben eintritt. Eine stärkeleitende Holzparenchymzelle, ringsum von mechanischen Fasern umgeben, wäre vollkommen functionsunfähig. Es darf also die wechselseitige Durchdringung von Stereom und Mestom zu keiner Zerreissung des letzteren führen; die leitenden Elemente müssen vielmehr überall in einem solchen Zusammenhange stehen, dass die Continuität des Saftstromes nirgends gefährdet wird. Zu jeder Holzparenchymzelle, zu jeder Markstrahlenzelle muss eine direkte Stoffzufuhr möglich sein. Diese vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus erhobene Forderung wird vom Holzkörper der dicotylen Laubbäume in sehr vollkommener Weise erfüllt. Es geht dies aus den eingehenden Untersuchungen hervor, welche J. TROSCHEL[1]) über diesen Gegenstand angestellt hat. Derselbe untersuchte namentlich das Holz von *Robinia Pseudoacacia*, *Fagus silvatica* und *Caragana arborescens*, sowie einiger anderer Bäume und Sträucher und fand überall, dass sich die Holzparenchymzellen mit Markstrahlen in Verbindung setzen. Bei *Fagus sylvatica* werden die Markstrahlen durch tangentiale Bänder aus Holzparenchym verbunden. Solche Tangentialbinden kommen auch im sogen. Eisenholze vor (*Casuarina equisetifolia*) und die nebenstehende Abbildung, welche lange vor der Entdeckung des hier zu besprechenden Sachverhaltes von WIESNER[2]) gezeichnet wurde, bringt diesen innigen Zusammenhang aller Mestomelemente sehr deutlich zur Darstellung. In anderen Hölzern bildet das Holzparenchym längsverlaufende Zellreihen, deren schiefe Endigungen sich stets seitlich an eine Markstrahlenzelle anlegen. Die Tüpfelung der sich berührenden Wände beweist den Stoffaustausch, der an diesen Stellen stattfindet. Gewöhnlich stehen auch die Gefässe mit den Elementen des Amyloms, wie TROSCHEL das System der stärkeleitenden Holzparenchym- und Markstrahlenzellen nennt, in seitlicher Verbindung, wenn auch die physiologische Nothwendigkeit eines solchen Anschlusses keine zwingende ist.

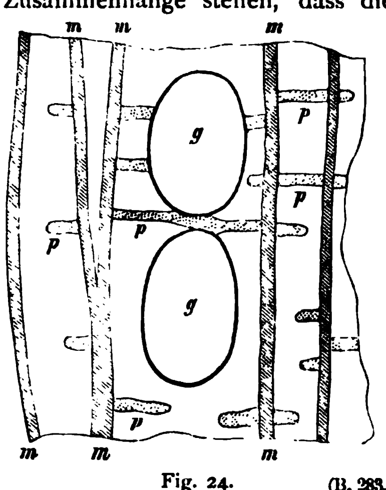


Fig. 24. (B. 283.)

Schematische Darstellung des allseitigen Zusammenhanges der Hadromelemente im Holze von *Casuarina* (nach WIESNER). gg Gefässe, mm Markstrahlen, pp Holzparenchymlamellen. Alle Zwischenräume werden von mechanischen Zellen (Libriform) ausgefüllt.

E. Ausbildung des Leitungssystems bei veringerten oder gesteigerten Ansprüchen an das Leitungsvermögen.

In einem besonderen Abschnitte soll hier noch die Ausbildung des Leitungssystems unter solchen biologischen Verhältnissen erörtert werden, welche eine Veringerung oder Steigerung des Leitungsvermögens zur Folge haben. Wir werden hierbei auf's Neue sehen, dass auch im Baue der leitenden Gewebestränge vor Allem das physiologische Princip zur Geltung kommt.

Nachdem die Ausgiebigkeit der Wasserleitung in der Pflanze hauptsäch-

[1]) Untersuchungen über das Mestom im Holze der dicotylen Laubbäume. Inauguraldissertation. Berlin 1879.

[2]) Rohstoffe des Pflanzenreiches. pag. 616.

lich von der Transpirationsgrösse der letzteren abhängig ist, so werden natürlich an das wasserleitende Gewebe submerser Wasserpflanzen nur die allergeringsten Anforderungen gestellt. Dementsprechend degenerirt das System der Wasserleitungsröhren oft vollständig und auch die Verholzung der Zellwandungen ist nur eine ganz geringe. Bei einer ganzen Reihe von hierhergehörigen Gewächsen werden zwar in den jungen Internodien Ring- und Spiralgefässe angelegt, sie gehen aber sehr bald auf lange Strecken vollständig zu Grunde und an ihre Stelle tritt ein Intercellularkanal.[1]) So verhält sich die Sache z. B. bei verschiedenen *Potamogeton*-Arten (*P. perfoliatus, lucens, gramineus, densus, crispus*) bei *Zanichellia, Althenia, Cymodocea* u. A. Bloss in den Knoten bleiben die Gefässe persistent. Bei *Elodea canadensis* werden 1—2 axile Gefässe angelegt; bei Beginn der Streckung verschwinden sie überall, auch in den Knoten. Bei *Ceratophyllum* und *Najas* findet nach SANIO nicht einmal eine Anlage von Gefässen statt. Bemerkenswerth ist, dass das eiweissleitende Leptom von dieser Degeneration durchaus nicht in Mitleidenschaft gezogen wird. Die Eiweissleitung vollzieht sich eben unabhängig von dem Medium, in dem die Pflanze vegetirt.

Von Interesse ist auch die Vergleichung des Gefässbündelbaues bei nahe verwandten Pflanzenformen, von welchen die einen Wasserpflanzen, die anderen Landpflanzen sind. So bildet DE BARY in seiner vergleichenden Anatomie pag. 345 die Querschnitte von zwei ungefähr gleich starken Gefässbündeln ab, von welchen das eine dem kriechenden Stengel von *Ranunculus repens*, das andere dem Stengel von *Ranunculus fluitans* angehört. Das Gefässbündel der Landform enthält 3 kleinere Ring- und Spiralgefässe und 4 weite Tüpfelgefässe. Jenes der Wasserform enthält 1 kleines Ring- und Spiralgefäss und 3 etwas weitere Gefässe mit spiral- und netzfaseriger Wand, welche aber im Durchschnitt beträchtlich enger sind, als die Tüpfelgefässe von *R. repens*. Aehnliche Beobachtungen finden sich in der anatomischen Literatur mehrfach vor. An dieser Stelle soll hier nur noch eine Beobachtung BÖHM's[2]) mitgetheilt werden, welche die grosse Anpassungsfähigkeit der Weidenzweige an geänderte, die Ansprüche an das Wasserleitungsvermögen modificirende Verhältnisse darlegt. Werden abgeschnittene Zweige von *Salix fragilis* im Frühjahre nach Beginn der Holzbildung unter Wasser getaucht, so fahren sie gewöhnlich auch unter den neuen Verhältnissen fort, sich zu verdicken, das neugebildete, oft aus mehr als 20 Zelllagen bestehende Holz ist aber gefässlos.

Eine Verringerung der Ansprüche an das eiweissleitende Leptom und die zuckerleitenden Gefässbündelscheiden findet z. B. in dem als Flugorgan dienenden Deckblatte der Linden-Inflorescenz statt. Dieses leicht und doch fest gebaute Organ besitzt zahlreiche Gefässbündelanastomosen, welche die Schubfestigkeit des in dieser Hinsicht natürlich ausnehmend stark beanspruchten Blattes herstellen. Weil nun in der Function dieser Anastomosen die mechanische Bedeutung ganz vorwiegt, die Stoffleitung dagegen vollkommen zurücktritt, so werden zunächst diejenigen Gefässbündel-Elemente in der Ausbildung vernachlässigt, deren mechanische Bedeutung am geringsten ist; dies sind die Elemente des Leptoms; dasselbe fehlt auch in stärkeren Anastomosen oft vollständig, während es in gleich starken Anastomosen der Laubblätter von normaler Aus-

[1]) Eine ausführliche Schilderung der hierhergehörigen »unvollkommenen und rudimentären Bündelstämme« findet sich bei DE BARY, Vergl. Anatomie. pag. 381 ff.

[2]) Ueber die Function der veget. Gefässe. Separatabdruck. pag. 14.

bildung ist. — Und statt von glykoseleitenden Parenchymscheiden werden die grösseren und kleineren Anastomosen von festen Bastscheiden umgeben.

Es sollen nunmehr einige Beispiele von gesteigerten Ansprüchen an das Leitungsvermögen besprochen werden. Wenn sich diese Ansprüche auf den Wassertransport beziehen, so sorgt die Pflanze für eine vermehrte Anzahl von Gefässen und für eine ausgiebigere Verholzung der Zellwandungen. Wenn es sich um die Translokation einer grösseren Menge von plastischen Bildungstoffen handelt, so erfolgt entweder eine stärkere Ausbildung der vorhandenen Leitungsstränge, oder es wird die Zahl derselben entsprechend vermehrt.

Der erste Fall einer Vergrösserung der Leitungsbahn lässt sich in vielen Blüthenstandsachsen und Fruchtstielen beobachten, in welchen natürlich zur Zeit des Reifens eine sehr lebhafte Stoffleitung stattfindet. Namentlich erfahren die eiweissleitenden Gewebe eine solche Vergrösserung. Als ein instructives Beispiel mögen hier mehrere Zahlenangaben über die quantitative Ausbildung der Gewebe auf den Querschnitten von zwei Haselnusszweigen *(Corylus Avellana)* einen Platz finden, von welchen der eine zwei männliche Blüthenkätzchen trug[1]), der andere ein einjähriger, vegetativer Zweig war. Die Messungen wurden in der Weise ausgeführt, dass ich mittelst des Zeichenprismas die Querschnitte der Zweige mit den Umrissen der einzelnen Gewebearten auf einem Blatt Papier genau skizzirte, dann die den einzelnen Geweben entsprechenden Partien herausschnitt, abwog, und so die Querschnittsgrössen berechnete. In der nachstehenden kleinen Tabelle wurden die gefundenen Zahlen auf gleich grosse Zweigquerschnitte reducirt und diese letzteren = 100 gesetzt. Zu erwähnen ist noch, dass die Messungen im März, kurz vor Beginn des Stäubens der Blüthenkätzchen vorgenommen wurden.

Querschnittsgrösse	Blüthenkätzchen tragender Zweig	Vegetativer Zweig
des Rindenparenchyms	62,6	41,3
„ Leptoms	16,4	11,2
„ Hadroms	10,8	32,9
„ Markes	10,2	14,6

Aus diesen Zahlen sind sehr deutlich die verschiedenen Ansprüche an das Leitungsvermögen der beiden Zweige herauszulesen. Die für die Leitung der plastischen Bildungsstoffe zunächst bestimmten Gewebe, das Rindenparenchym und das Leptom beanspruchen im Blüthenkätzchen-tragenden Zweige 79 %, im vegetativen Zweige bloss 52,5 % des gesammten Querschnittes. Dagegen ist das vorzugsweise wasserleitende Hadrom im vegetativen Zweige dreimal so stark ausgebildet, als im fertilen, entsprechend den so ungleichen Transpirationsgrössen der Organe, welche sie mit Wasser zu versorgen haben. Uebrigens wird der letztgenannte Unterschied jedenfalls auch durch die verschieden grossen Ansprüche an die Festigkeit der beiden Zweige mitbedingt.

Ich gehe nun auf den zweiten Fall über, in welchem das gesteigerte Leitungsbedürfniss durch eine vermehrte Anzahl von Leitbündeln befriedigt wird. Zwei hieher gehörende Beispiele sind von Westermaier[1]) eingehend geschildert worden. Das erste Beispiel betrifft die mit Knollen und Rhizomen überwinternden Begonien

[1]) Es ist hier der kurze »Stiel« gemeint, welcher die gemeinschaftliche Inflorescenzachse bildet.

[2]) Ueber das markständige Bündelsystem der Begoniaceen, Flora 1879; ferner: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen, II. Ein abnormer Dicotylentypus, Monatsberichte der k. Akademie der Wissensch. in Berlin. 1881. pag. 1064.

(*B. boliviensis, tuberculata, hybrida, ignea, robusta, Rex, hydrocotylifolia* u. A.) deren Stammtheile natürlich grössere Stoffmengen zu leiten haben, als diejenigen *Begonia*-Arten, welche den Winter mit oberirdischen, verholzten Stämmen überdauern. Diesem in Folge dss »Einziehens« der Reservestoffe gesteigerten Leitungsbedürfnisse entsprechen die markständigen Leitbündel, welche ein System von stammeigenen Bündeln bilden, welches den schwächer gebauten, nicht mit Knollen oder Rhizomen überwinternden Begoniaceen abgeht. Das zweite Beispiel bezieht sich auf verschienene *Campanula*-Arten, welche sich durch grösseren Blüthenreichthum von anderen Arten auszeichnen, und bei welchen die einzelnen Blüthen häufig gruppenweise beisammenstehen. Hierher gehören z. B. *Camp. Trachelium* und *multiflora*. Begreiflicherweise werden die unterhalb der knäuel- und köpfchenartigen Inflorescenzen befindlichen Stammpartien wegen der ungefähr gleichzeitigen Samenbildung reichlicher mit leitenden Elementen ausgestattet sein müssen als die armblüthigen, oder mit mehr gleichmässig vertheilten und nach einander reifenden Blüthen besetzten Stammtheile anderer Formen. Die Vermehrung der leitenden Stränge geschieht durch markständige Bündel, welche bei *C. Trachelium* sehr nahe dem inneren Rande des normalen Holzringes liegen, bei *C. multiflora* zwei concentrische Kreise bilden, von denen der äussere dem normalen Bündelring sehr nahe liegt, während ein viel kleinerer das Innere des Markgewebes umschliesst.

Von besonderem Interesse ist die Ausbildung der stoffleitenden Gewebe in den Stammtheilen der Schling- und Kletterpflanzen, welche in neuerer Zeit von Westermaier und Ambronn[1]) in gelungener Weise mit den biologischen Eigenthümlichkeiten dieser Gewächse in Beziehung gesetzt wurde. Für den Bau des Leitungssystems ist hier der Umstand massgebend, dass die Leitungsbahnen stark eingeengt und dabei sehr lang sind. Es ergiebt sich daraus die Nothwendigkeit einer möglichst vollständigen Beseitigung aller Hindernisse, welche einer raschen Stoffleitung im Wege stehen. Dieser Anforderung entspricht nun der anatomische Bau des Leitungssystems vollständig.

Beim Wassertransport in den Gefässen handelt es sich, wenn eine schnellere Fortbewegung erzielt werden soll, um eine möglichste Veringerung der Adhäsion des Wassers von den Gefässwänden. »Eine solche Verminderung der Adhäsion wird am besten durch die Vergrösserung des Querschnittes der leitenden Kanäle erreicht; denn auf diese Weise wird, da die Cylindermäntel (bei gleicher Höhe) proportional dem Radius, die Inhalte derselben aber proportional dem Quadrate des Radius wachsen, die Grösse der adhärirenden Flächen im Verhältniss zur Menge der zu leitenden Stoffe vermindert.«[2]) — Nun ist es eine schon längst bekannte Eigenthümlichkeit der Schling- und Kletterpflanzen, dass ihre Stämme im Vergleich zu den aufrechtstehenden Pflanzen, sehr weite Gefässe besitzen. Dieselben können schon makroskopisch mit Leichtigkeit beobachtet werden. Im nachstehenden sind die durchschnittlichen Durchmesser der grösseren Gefässe einiger Schling- und Kletterpflanzen (nach Westermaier und Ambronn) verzeichnet; des Vergleiches halber habe ich einige Angaben über die Weite der Gefässe im Holze mehrerer unserer Laubbäume (nach Wiesner[3]) danebengestellt.

[1]) Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora 1881.

[2]) l. c. pag. 8 (Separatabdruck).

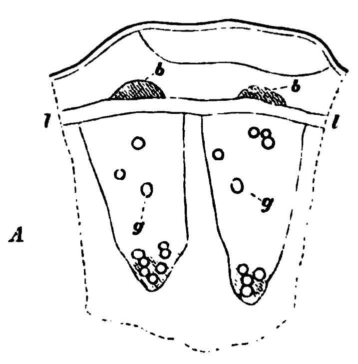
[3]) Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. pag. 526.

	Mikromill.
Hypanthera guapeva . .	600—700
Calamus Rotang	350
Anisosperma Passiflora .	300
Passiflora laurifolia . .	200
„ *edulis* . . .	200
Glycine sinensis . . .	200
Aristolochia spec. . . .	140
Serjania spec.	120

	Mikromill.
Eichen . .	200—300
Ulme . . .	158
Esche . . .	140
Birke . . .	85
Erle . . .	76
Linde . . .	60
Birnbaum .	40
Buchsbaum .	28

In jüngeren Zweigen sind die Gefässe enger, als in den späteren Zuwachszonen, was sich wol aus dem Umstande erklärt, dass in den ersteren die Leitung des Wassers nicht auf so weite Entfernungen hin stattfindet.

Der auf diese biologischen Verhältnissen beruhende Unterschied in der Weite der Gefässe ist besonders auffällig, wenn man Stamm-Querschnitte von kletternden oder schlingenden und aufrechten Formen derselben Gattung betrachtet. »So erreicht z. B. bei *Galium Aparine* der Gesammtquerschnitt der grösseren Gefässe das 6fache desjenigen bei *Galium verum* und das 5fache bei *Galium Mollugo.*« Selbst an verschiedenen Organen von ein- und derselben Pflanze sind solche Unterschiede wahrnehmbar. Man vergleiche nur die Weite und die Anzahl der Gefässe in den Ranken und in den blatttragenden Zweigen von *Vitis vinifera.* Die Verschiedenheiten bezüglich der Ansprüche an das Wasserleitungsvermögen dieser Organe können anatomisch nicht auffallender zum Ausdruck kommen. Ein Blick auf die nebenstehende Abbildung beweist dies mit hinreichender Deutlichkeit. Auch die bekannte Erscheinung, dass die Gefässe des Frühjahrsholzes unserer Laubbäume ansehnlich weiter sind als die des Herbstholzes, beruht offenbar auf ungleichen Ansprüchen an das Wasserleitungsvermögen.



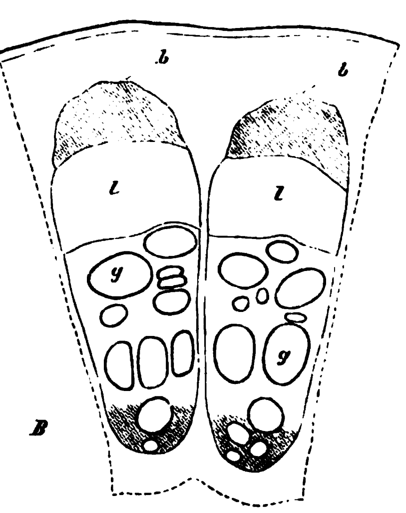


Fig. 25. (B. 284.)
Schematische Darstellung des Unterschiedes im anatomischen Bau der **Ranken** und der blatttragenden **Zweige** von *Vitis vinifera.* (Beide Figuren sind mittelst des Zeichenprismas entworfen.) A Partie aus dem Querschnitt durch eine ausgebildete Ranke. B Partie aus dem Querschnitt durch einen 1jährigen Zweig. In beiden Figuren bezeichnet l das Leptom, g die Gefässe, b die Baststränge; die innenseitigen schraffirten Partien bezeichnen die primären Hadromtheile (Markkrone). Vergl. den Text.

Von den eiweissleitenden Elementen sind bei den Schling- und Kletterpflanzen besonders die Siebröhren gut ausgebildet. Aus derselben Ursache wie die Gefässe besitzen sie eine besondere Weite und die Siebplatten zeigen alle charakteristischen Eigenthümlichkeiten in schönster Ausbildung. Es ist kein Zufall, dass

man zur Demonstration und zum Studium der Siebröhrenstructur hauptsächlich Schling- und Kletterpflanzen auswählte, nämlich *Cucurbita Pepo, Lagenaria vulgaris, Vitis vinifera* und *Calamus Rotang.* Nach WESTERMAIER und AMBRONN zeichnen sich auch *Humulus Lupulus,* Passifloreen, *Serjania*-Arten, *Clematis vitalba, Dioscoraea Batatas, Tamus communis, Lonicera Caprifolium* u. A. durch schön entwickelte Siebröhren aus. — Bei *Vitis vinifera* sind übrigens nicht bloss die Siebröhren gut ausgebildet, das ganze Leptom ist massig entwickelt, wie dies aus der Abbildung (Fig. 25 B) deutlich hervorgeht. Vergleicht man damit den schmalen Leptomsaum des Rankenquerschnittes (Fig. 25 A l) so sieht man, dass die geringen Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen der Ranken auch in der quantitativen Ausbildung der eiweissleitenden Gewebe sehr deutlich ausgesprochen sind.

Je grösser die Ansprüche sind, welche an das Leptom bezüglich seines Leitungsvermögens gestellt werden, desto mehr bedarf es eines mechanischen Schutzes, um gegen alle die Stoffbewegung hemmenden und störenden Pressungen verwahrt zu sein. Von diesem Gesichtspunkte aus versuchen WESTERMAIER und AMBRONN auch gewisse Anomalien des Dickenwachsthums von kletternden oder schlingenden Stämmen physiologisch zu deuten. Die Sapindaceen besitzen einen zusammengesetzten Holzkörper, in Folge dessen ein grosser Theil des Leptoms eine geschützte Lage zwischen den Xylempartien gewinnt. Bei den Bignoniaceen und einigen Apocyneen und Asclepiadeen liegen beträchliche Leptommassen in Einsenkungen des Holzkörpers und bei mehreren *Strychnos*-Arten erscheinen einzelne Leptombündel im Xylem förmlich eingemauert[1]).

Im Holzkörper der Dicotylen ist, wie wir gehört haben, die Leitung der Kohlehydrate dem Holzparenchym und den Markstrahlen übertragen. Bei den Schling- und Kletterpflanzen tritt nun das Holzparenchym in grösseren Gruppen auf als bei anderen Pflanzen und die Markstrahlen sind oft auffallend hoch und breit. Während diese letzteren sonst vorzugsweise die Leitung in radialer Richtung besorgen, scheinen sie hier subsidiär auch die Leitung in longitudinaler Richtung zu übernehmen. Also auch bezüglich des die Kohlehydrate leitenden Gewebes ist eine Anpassung an die gesteigerten Leitungsbedürfnisse nachzuweisen.

Die vorliegenden, auf die Schling- und Kletterpflanzen bezugnehmenden Auseinandersetzungen sind mehr oder minder vollständig auch für andere Pflanzen mit hohen und dabei dünnen Stämmen giltig. So zeichnen sich z. B. viele Gramineen und Cyperaceen durch weite Gefässe und Siebröhren aus. Ich verweise ferner in dieser Hinsicht auf die Abbildung eines Gefässbündelquerschnittes von *Bambusa Simonii,* der die Anpassung an gesteigerte Leitungsansprüche nicht verkennen lässt (Fig. 23).

F. Die Entwickelungsgeschichte des Leitungssystems.

1. Die Gefässbündel. In den weitaus meisten Fällen gehen die Gefässbündel aus primären Cambiumsträngen hervor. In einzelnen Fällen können aber kleinere Gefässbündel auch aus dem Grundparenchym durch Vermittelung eines Folgecambiums entstehen. Auf diese Weise entwickeln sich z. B. die kleinen Anastomosen in den Diaphragmen des Schaftes von *Papyrus antiquorum.* Auch das sog. Interfascicularcambium des Dicotylenstammes ist ein solches Folgecambium und die von ihm erzeugten Elemente des Holzkörpers gehen indirekt aus dem Grundparenchym hervor. In Ausnahmsfällen können einzelne Gefässe auch direkt aus einer Reihe von Grundparenchymzellen hervorgehen.

[1]) Eingehenderes über die morphologischen Verhältnisse dieser Anomalien des Dickenwachsthums findet sich bei DE BARY, Vergl. Anatomie, pag. 582 ff. u. 594 ff.

So ist z. B. in Fig. 19 das erste Gefäss des kleinen Gefässbündels im Blüthenschafte von *Hyacinthus orientalis* wegen seiner etwas seitlichen Lage in jenen grundparenchymatischen Meristemring gewissermassen hineingerathen, aus welchem der Bastring des Schaftes hervorgeht.

2. Das Leitparenchym. Alles primäre Leitparenchym ist grundparenchymatischen Ursprungs. Hierhergehörig sind also die Gefässbündelscheiden und das Nervenparenchym der Blätter, das Rindenparenchym, die primären Markstrahlen und das Markgewebe der Stengel. Das Holzparenchym dagegen, die secundären Markstrahlen und das mit dem Ausdrucke Epen bezeichnete Rindengewebe sind cambialer Herkunft.

Wenn demnach das Leitungssystem in sehr verschiedenartiger Weise sowol aus dem Cambium, wie auch aus dem Grundparenchym hervorgehen kann, so ist doch andererseits seine Entwickelung aus dem Protoderm bisher noch nicht beobachtet worden. Nachdem aber in diesem letzteren Bildungsgewebe Cambiumbündel entstehen können, so ist die Möglichkeit durchaus nicht ausgeschlossen, dass diese Cambiumbündel nicht immer bloss zu Baststrängen werden, sondern unter Umständen auch zu Gefässbündeln. Jedenfalls ist es keine principielle Nichteignung des Protoderms zur Gefässbündelbildung, sondern die centripetale Tendenz der leitenden Stränge, welche das Vorhandensein kleiner protodermaler Gefässbündel bisher noch nicht constatiren liess.

III. Das Durchlüftungssystem.

Jede Pflanze unterhält mit der Aussenwelt einen mehr oder minder lebhaften Gasaustausch. Beim Athmungsprocesse wird Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure ausgeschieden; bei dem in grünen Pflanzentheilen sich abspielenden Assimilationsprocesse wird umgekehrt Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff an die Umgebung abgegeben; in einzelnen Fällen bedingt der Stoffwechsel auch die Ausscheidung anderer Gase, wie des Wasserstoffs und Schwefelwasserstoffs. Schliesslich geben alle von der Luft umspülten Pflanzentheile Wasserdampf ab, zu welchem sich bei verschiedenen Pflanzen auch Dämpfe von ätherischen Oelen und anderen flüchtigen Stoffen gesellen.

Die Lebhaftigkeit des Gasaustausches hängt ceteris paribus von der Grösse der den Gasaustausch vermittelnden Oberfläche der Pflanze ab. Bei den mikroskopisch kleinen einzelligen Pflanzenformen ist selbst, im Falle dieselben kugelförmig[1]) sind, das Verhältniss der Oberfläche zum Volumen ein so günstiges, dass alle auf eine Vergrösserung der Oberfläche abzielenden Einrichtungen überflüssig sind. Je grösser aber die Pflanzenformen werden, desto nothwendiger wird auch die Oberflächenvergrösserung, welche zunächst schon durch eine mehr oder minder reichliche Verzweigung der Pflanzengestalt erreicht wird. Auf diese Weise genügt bis zu einem nicht allzugrossen Volumen noch immer die äussere Oberfläche der Pflanze zur Vermittelung und Regelung ihres Gasaustausches. Bei allen höher entwickelten Pflanzen reicht aber zu diesem Zwecke selbst bei der ausgiebigsten Verzweigung die äussere Oberflächenentfaltung nicht aus und so kommt es im Innern der Pflanzentheile zur Ausbildung eines Maschenwerkes von lufterfüllten Hohlräumen und Kanälen, welche für die angrenzenden Zellen dasselbe sind, wie für die oberflächlich gelegenen Zellen die äussere Atmosphäre.

[1]) Bekanntlich repräsentirt bei gegebenem Volumen die Kugelgestalt die geringste Oberflächenentfaltung.

Auf diese Weise entsteht in Folge des Princips der Oberflächenvergrösserung das Durchlüftungssystem.

Für die Art der Abgabe und Aufnahme eines Gases seitens einer lebenden Zelle ist es natürlich gleichgültig, ob die betreffende Zelle im Innern der Pflanze an einen lufterfüllten Intercellularraum grenzt oder ob sie bei oberflächlicher Lagerung unmittelbar mit der äusseren Atmosphäre in Contact ist. In beiden Fällen müssen die Gase durch imbibirte Membranen passiren, der Gasaustausch kann also nur auf diosmotischem Wege vor sich gehen. Nachdem wir aber das Durchlüftungssystem als einen integrirenden Bestandtheil des Pflanzenleibes ansehen, so müssen wir, wenn von dem Modus des Gasaustausches gesprochen wird, die Pflanze als Ganzes betrachten; wir können dann, wenn das Durchlüftungssystem Ausführungsgänge besitzt, zwei Arten des Gesaustausches unterscheiden: einen osmotischen und einen freien Gasdurchgang[1]). Für die Gasbewegung in der Pflanze gilt also dasselbe, was bereits für den Transport der übrigen Stoffe erwähnt wurde; sie kann eine molekulare oder eine Massenbewegung sein.

Aus der Eingangs erwähnten Mannigfaltigkeit des Gasaustausches ergeben sich für das Durchlüftungssystem drei Functionen. Es hat 1. allen lebenden Zellen den für den Athmungsprocess nothwendigen Sauerstoff zuzuführen. 2. hat es die assimilirenden Gewebe mit Kohlensäure zu versorgen und den in Freiheit gesetzten Sauerstoff aufzunehmen. 3. hat es den in Folge der Transpiration ausgeschiedenen Wasserdampf abzuführen. — Nach dem Vorausgegangenen braucht wol kaum besonders hervorgehoben zu werden, dass nicht der gesammte Gasaustausch der Pflanze durch das Durchlüftungssystem vermittelt und geregelt wird. Die Pflanze unterhällt mittelst ihrer äuseren Oberfläche auch einen direkten osmotischen Gasaustausch mit der Aussenwelt und je peripherischer eine Zelle gelegen ist, desto wichtiger wird für sie dieser direkte Stoffverkehr sein. Eine subepidermale Assimilationszelle bezieht die Kohlensäure nicht bloss aus den sie begrenzenden Intercellularräumen; sie empfängt diesen Nährstoff auch direkt von Aussen, indem die Kohlensäure mit ziemlicher Leichtigkeit durch die cuticularisirten Epidermiszellwandungen hindurchtritt. Für alle mehr nach innen gelegenen Zellen der Pflanzentheile — und diese bilden doch weitaus die Mehrzahl — wird aber das Durchlüftungssystem von hervorragendster Bedeutung sein.

A. Die Ausbildung und Vertheilung der Durchlüftungsräume.

1. Die Form der Durchlüftungsräume. Damit die Durchlüftungsräume der Pflanze ihren Zweck erfüllen, müssen sie vor Allem ein zusammenhängendes System bilden. Die Vertheilung dieses Systems ist im Allgemeinen eine solche, dass jede Zelle des zu durchlüftenden Gewebes an lufterfüllte Intercellularräume grenzt. Im Uebrigen richtet sich sowol die Vertheilung der Durchlüftungsräume, wie auch ihre quantitative Ausbildung ganz nach den Bedürfnissen und Functionen der betreffenden Gewebe und Pflanzentheile.

Im Allgemeinen können die Durchlüftungsräume in Form von Kanälen, Lücken und Spalten ausgebildet sein.

Im gewöhnlichen Parenchym mit isodiametrischen Zellen bilden die Interstitien enge Kanäle, welche längs der abgerundeten Zellkanten verlaufen und so ein engmaschiges, allseits sich ausbreitendes Netzwerk vorstellen. Im Palli-

[1]) Vergl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I. B. pag. 100 ff.

sadengewebe grenzt jede Zelle an mehrere ihrer Längsachse parallel verlaufende Kanäle, welche an der Grenzfläche zweier Pallisadenzellschichten miteinander communiciren. Wenn gestreckte Zellen reihenweise hintereinander liegen, dann kommen häufig sehr lange, längs der Zellkanten verlaufende Luftkanäle zu Stande, wie z. B. im Laubblatte von *Elodea canadensis*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum aestivum* und in der inneren primären Rinde vieler Wurzeln. Wenn diese das betreffende Organ der Länge nach durchziehenden Kanäle besonders weit sind, so bilden sie jene grossen Luftgänge, welche bei so vielen Sumpf- und Wasserpflanzen sämmtliche vegetativen Organe durchziehen.

In Form von communicirenden Lücken treten die Durchlüftungsräume hauptsächlich im Schwammparenchym der Laubblätter auf. Die einzelnen Zellen sind meist von vielarmiger Gestalt und da sie bloss mit den Enden ihrer armförmigen Aussackungen in wechselseitiger Verbindung stehen, so kommt ein System von lückenförmigen Hohlräumen zu Stande. Den Luftgängen analog sind die grossen polyëdrischen Luftkammern, wie solche z. B. in den Blättern von *Pistia*, in den Wasserlinsen vorkommen.

Wenn die Durchlüftungsräume Spalten bilden, so können dieselben, sowie die Kanäle und Lücken, entweder zwischen den einzelnen Zellen auftreten oder ganze Gewebelamellen von einander trennen. Ersteres ist z. B. in den Blättern verschiedener Myrtaceen der Fall, ferner bei *Scirpus*-Arten und bei *Cladium Mariscus*. In den Blättern der letztgenannten Pflanze grenzen die tafelförmigen Chlorophyllzellen mit ihren quergestellten Grundflächen grösstentheils an Intercellularspalten und stehen hier nur mittelst kleiner runder Felder in wechselseitiger Berührung. In Form von grösseren Intercellularspalten tritt das Durchlüftungssystem häufig im Assimilationssystem auf, z. B. in den Blättern von *Pinus*, *Abies* und *Cryptomeria;* ferner in vielen Monocotylenblättern.

Wenn auch die Ventilationsräume der Pflanzen häufig ganz isolirte Gänge, Lücken oder Spalten zu bilden scheinen, so sind doch in den allermeisten Fällen offene Communicationswege vorhanden, welche einen freien Gasaustritt aus dem einen Raum in den andern hinüber gestatten. Freilich sind diese Verbindungskanäle oft sehr enge und entziehen sich leicht der Beobachtung.

2. Die Beziehungen zwischen Ausbildung und Function der Durchlüftungsräume sind bisher noch nicht einheitlich erörtert worden. Wir müssen uns hier deshalb auf die Mittheilung verschiedener Einzelheiten beschränken.

Der Athmungsprocess scheint die Ausbildung des Durchlüftungssystems am wenigsten zu beeinflussen. So viel wir wissen, zeichnet sich dieses System in Organen, welche besonders energisch athmen, wie z. B. in den Reservestoff-führenden Cotylen der wachsenden Keimpflanzen, durch keine speciellen Eigenthümlichkeiten seiner Ausbildung und Vertheilung aus. Nicht einmal eine gewisse Proportionalität zwischen der Energie der Athmung und der quantitativen Ausbildung der Durchlüftungsräume lässt sich nachweisen, indem gerade in jungen, lebhaft wachsenden und deshalb auch energisch athmenden Pflanzentheilen das System der luftführenden Intercellularräume erst in Entwickelung begriffen ist.

Das Vorhandensein von Beziehungen, welche sich zwischen der Ausbildung des Durchlüftungssystems und dem Assimilationsprocesse herausstellen, lässt sich in vielen Fällen deutlich erkennen. Allerdings handelt es sich dabei mehr um indirekte Beziehungen. Soferne die Intercellularräume das Assimi-

lationssystem mit Kohlensäure versorgen und den in Freiheit gesetzten Sauerstoff aufnehmen, zeigen sie keine besonderen Anpassungen an die Function des assimilirenden Gewebes. Nachdem aber die Intercellularräume der Pflanze häufig als hemmende Schranken dienen müssen, um die Auswanderung der Assimilationsprodukte in unvortheilhaften Richtungen unmöglich zu machen, so ist diese Nebenfunction der Durchlüftungsräume für ihre Anordnung im assimilirenden Gewebe von massgebendster Bedeutung. Die so häufig wiederkehrende Neigung, Querspalten zu bilden, durch welche die auswandernden Assimilationsprodukte verhindert werden, sofort die Längsrichtung durch das Blatt einzuschlagen, ist im Grunde nichts anderes, als ein Ausdruck des im Bau des Assimilationssystems zur Geltung kommenden Principes der möglichst raschen Stoffableitung, welches seine Herrschaft auch über das Durchlüftungssystem ausdehnt.

Am massgebendsten ist wohl die Transpiration für die Ausbildung des Durchlüftungssystems. Das Schwammparenchym der Laubblätter kann geradezu als Transpirationsgewebe bezeichnet werden, weil die grösste Menge des vom ganzen Blatte ausgeschiedenen Wasserdampfes auf Rechnung dieses mit Intercellularräumen so reichlich ausgestatteten Gewebes zu setzen ist. — Anpassungen seitens der Pflanze an trockneres oder feuchteres Klima machen sich deshalb sofort in der Ausbildung des Schwammparenchyms bemerkbar. Je mehr die Pflanze, um der Gefahr der Austrocknung zu entgehen, ihre Transpiration herabzusetzen genöthigt ist, desto kleiner werden die Luftlücken des Schwammparenchyms, desto geringer wird auch die Mächtigkeit desselben.[1]) Auf diese Weise verringert sich im Innern der Laubblätter die transpirirende Oberfläche, wobei auch häufig eine Verringerung der äusseren Oberfläche der transpirirenden Organe nebenhergeht. — Wenn andererseits durch die klimatischen Verhältnisse die Intensität der Transpiration sehr herabgesetzt wird, wie z. B. an feuchten, schattigen Standorten, dann ist es für die Pflanze angezeigt, ihr Transpirationsgewebe recht mächtig auszubilden. Von diesem Gesichtspunkte sind wohl in erster Linie, wie auch Areschoug hervorhebt, jene Fälle des Blattbaues zu beurtheilen, in welcher das ganze Mesophyll des Blattes bloss aus Schwammparenchym besteht. Der von Stahl betonte Zusammenhang einer solchen Blattstructur mit den Beleuchtungsverhältnissen, beziehungsweise mit den Bewegungserscheinungen der Clorophyllkörner, kann wohl erst in zweiter Linie in Betracht kommen. —

Wenn in der Mehrzahl der Fälle die verschiedene quantitative Ausbildung des Durchlüftungssystems ausreicht, um eine Steigerung oder Verringerung der Transpiration zu erzielen, so giebt es doch einzelne Fälle, in welchen die Anpassung an trockenes Klima sogar zu einer ganz eigenartigen Anordnung und Vertheilung der Intercellularräume führt. Wie oben erwähnt wurde, ist die einzelne Pallisadenzelle in der Regel von ebenso vielen Längskanälen umgeben, als Nachbarzellen vorhanden sind. Wiewohl nun das Pallisadengewebe in transpiratorischer Hinsicht dem Schwammparenchym gegenüber ohnehin schon sehr zurücksteht, so würde doch die gewöhnliche Anordnungsweise seiner Intercellularräume bei verschiedenen (australischen) Pflanzen, *Hakea*, *Restio*, *Kingia*, die Transpiration in mehr als wünschenswerther Weise fördern. Hier treten also statt der Längskanäle gürtelförmig um die Zellen herumlaufende Intercellularräume auf, welche

---

[1]) Vergl. F. W. C. Areschoug, der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattorgane. Botan. Jahrb. von A. Engler. II. Bd V. Heft. pag. 511 (1882).

nur parallel der Oberfläche des Blattes, nicht aber in radialer Richtung communiciren. Bei *Hakea suaveolens* beschreibt TSCHIRCH[1]) auch einzelne grössere Intercellularräume, welche an der Grenze zweier Pallisadenzellschichten liegend, das Röhrenmaschenwerk des unteren Stockwerkes gleichsam in Reservoiren sammeln und mit der Leitung des nächst höheren verbinden. »Durch diese Einrichtung sagt TSCHIRCH, muss der Wasserdampf offenbar, um vom Innern des Blattes nach aussen zu gelangen, einen weit längeren Weg zurücklegen, indem er statt in gerader oder wenig gewundener Linie, in Zickzackbahnen das Gewebe durchzieht«. Aehnliche Einrichtungen liessen sich gewiss auch bei manchen anderen Pflanzen beobachten, welche trockenen Standorten angepasst sind. So besitzen z. B. die Pallisadenzellen von *Olea europaea* gleichfalls schön ausgebildete Gürtelkanäle.

Eine besondere Besprechung erheischen noch die grossen Luftkanäle, welche die Vegetationsorgane so vieler Pflanzen, namentlich der Sumpf- und Wasserpflanzen durchziehen. Man hat hier drei Kategorien von Organen zu unterscheiden: 1. Organe, welche zeitlebens unter Wasser oder in nassen, lehmigen Böden vegetiren. 2. Organe, welche gewöhnlich in die Luft ragen, zeitweilig aber unter Wasser gesetzt werden können. 3. Organe, welche zeitlebens von Luft umgeben sind.

Die Luftkanäle der ersten Kategorie haben den betreffenden Organen gewissermassen die äussere Atmosphäre zu ersetzen. Die Nothwendigkeit grosser Luftreservoirs ergiebt sich hier aus dem Umstande, dass der Gasaustausch mit dem umgebenden Medium nicht lebhaft genug ist, um den diesbezüglichen Bedürfnissen der Organe zu genügen. Namentlich gilt dies für die in Sumpfböden vegetirenden Wurzeln und Rhizome vieler Cyperaceen, deren peripherische Bastmäntel, wie schon bei früherer Gelegenheit erwähnt wurde, häufig verkorkt sind und so den Gasaustausch sehr erschweren oder gradezu unmöglich machen. Von besonderem Interesse sind in dieser Hinsicht die Rhizome der *Carex*-Arten, welche bezüglich der Ausbildung ihrer Luftkanäle die Anpassung an die jeweilige Beschaffenheit des Bodens, in welchem sie vegetiren, sehr deutlich erkennen lassen. Es liegen hierüber Beobachtungen von SCHWENDENER vor (Mech. Princip, pag. 128), welcher dieselben mit specieller Rücksicht auf die Ausbildung des mechanischen Systems tabellarisch zusammengestellt hat. Jene *Carex*-Arten, deren Rhizome in gewöhnlichem Waldboden *(C. alba)* in festem Heideboden *(C. ericetorum)* oder in festem Grasboden *(C. supina)* vegetiren, besitzen bloss kleine Luftkanäle in der Umgebung des Fibrvoasalcylinders. Die in feuchtem Wald- oder Sandboden wachsenden Arten *(C. brizoides, Schreberi)* weisen kleine und mittelgrosse Luftwege auf; und bei den auf Sumpfboden vorkommenden Arten *(C. disticha, stricta, caespitosa* etc.) ist sowie in submersen Pflanzentheilen, die Rinde mit grossen Luftkanälen ausgestattet.

Ueber die Art der Lufterneuerung in solchen grossen Luftlücken und Luftkanälen geben einige von MERGET[2]) und von BARTHELÉMY[3]) mit den Laubblättern von *Nelumbium* und *Nymphaea* angestellte Versuche Aufschluss. Nach dem letztgenannten Forscher ist schon eine geringe Saugkraft, welche einer Wassersäule

---

[1]) Linnaea, Neue Folge. IX. Bd. Heft 3 u. 4, pag. 154 ff.

[2]) Comptes rendus. 1873. Bd. 77. pag. 1469, ferner 1874, Bd. 78. pag. 884.

[3]) Annales de sciences naturelles. 1874. Ser. V. Bd. 19. pag. 152. Ich citire hier nach PFEFFERS Pflanzenphysiologie. I. Bd. pag. 112.

von 2—3 Centim. Höhe entspricht, ausreichend, um aus einem mit der Pflanze in Verbindung stehenden Blatte einen mächtigen Gasstrom zu ziehen. Zweifellos wird dabei durch andere Blätter Luft aufgenommen, welche die Lufträume der Rhizome passirte und aus denselben in das saugende Blatt übertritt. Nun findet aber nach MERGET in einem besonnten Blatt eine Luftströmung von der Blattfläche aus nach einwärts statt, sodass aus den Intercellularen eines abgeschnittenen Blattstieles Luft hervordringt. Andererseits konnte schon RAFFENAU-DELILE an hellen Tagen ein so lebhaftes Ausströmen von Luft aus den Spaltöffnungen des Blattes constatiren, dass auf der Blattoberfläche herumlaufende Wassertropfen förmlich umher geworfen wurden. Stellt man alle diese Beobachtungen zusammen, so kann wohl nicht bezweifelt werden, dass durch Besonnung und Erwärmung der Blätter eine ausgiebige Luftcirculation durch die Pflanze zu Stande kommt.

Was die Kategorie der zeitweilig unter Wasser gesetzten Organe betrifft, so ist es begreiflich, dass in ihrer Organisation für dieses zeitweise Untergetauchtsein vorgesehen ist, dass sie also wie submerse Organe von grossen Luftkanälen durchzogen sind.

Gehen wir endlich zur Kategorie der zeitlebens von Luft umgebenen Organe über. Hier compliciren sich wahrscheinlich die Ursachen, welche das Auftreten weiter Luftkanäle bedingen. In der Mehrzahl jener Fälle, in welchen biegungsfeste Stengeltheile von einem einzigen grossen Luftgange durchzogen werden, wie z. B. in den Grashalmen, im Blüthenschafte von *Leontodon*, in *Allium*-Blättern etc. erklärt sich dieser hohl-cylindrische Bau vom Standpunkte des mechanischen Princips und der Luftgang hat in erster Linie mit der Durchlüftung nichts zu schaffen. Uebrigens kann in jedem einzelnen Falle nur die genauere Kenntniss der biologischen Eigenthümlichkeiten der betreffenden Pflanze über die Bedeutung ihrer Luftkanäle Aufschluss geben.

3. Aussteifungseinrichtungen. Das Filzgewebe in den Luftgängen der *Scirpus*-Halme ist bereits im vorigen Kapitel besprochen worden; ebenso kennen wir schon die mechanische Bedeutung der Diaphragmen als Aussteifungsplatten. Ueber die so verschiedenartige Ausbildung derselben kann hier nichts Näheres mitgetheilt werden und verweise ich hinsichtlich dieses Punktes namentlich auf DE BARY's »vergleichende Anatomie«, pag. 227 ff.

In den Luftgängen solcher Pflanzen, welchen Diaphragmen fehlen, kommen intercellulare Haare vor, deren mechanische Bedeutung schon durch den Umstand, dass sie die Diaphragmen vertreten, in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wird. Auch ihre Structur und Anordnung stimmt damit überein. Hierher gehören die Nymphaeaceen, Aroideen, *Rhizophora*, *Pilularia* u. A. Bei *Nymphaea*-Arten ragen in Luftgänge der Blatt- und Blüthenstiele von den die Kanten der Gänge bildenden Zellreihen verzweigte »Sternhaare« hinein, welche derbe Wandungen mit nach aussen vorspringenden stumpfwarzenförmigen Verdickungen besitzen. Die Höhenabstände zwischen den einzelnen Sternhaaren sind nicht bedeutend. Diese Haare haben wol als Verspreitzungen zu dienen, um bei etwaigen Biegungen die Querschnittsform der Luftgänge zu erhalten. Die das lamellöse Parenchym bestimmter Aroideen (*Monstera*, *Tornelia*, *Heteropsis*, *Pothos* etc.) durchziehenden Haare sind bastzellähnlich, vielfach verästelt und oft mit hakenförmigen Enden versehen. Ihrer mechanischen Wirksamkeit nach dürften sich diese Haare dem Filzgewebe der *Scirpus*-Arten anreihen, doch sind darüber

noch eingehendere Untersuchungen anzustellen. Ein Analogon zu den in der *Caulerpa*-Zelle ausgespannten Cellulosefäden scheinen die von LUERSSEN im Parenchym der Blattstiele und der Stämme verschiedener Farngattungen beobachteten Wandverdickungen zu bilden, welche nach aussen vorspringend die Intercellularräume als dünne und verzweigte Stäbchen allseitig durchziehen, sich vielfach verschränken, und so ein zartes Balkenwerk vorstellen. Von den Cellulosefäden der *Caulerpa* unterscheiden sich diese zarten Bälkchen dadurch, dass sie zum grossen Theile frei endigen. Schliesslich wären hier jene eigenthümlichen, von TSCHIRCH genauer beschriebenen Höckerbildungen an den Pallisadenzellen von *Kingia australis* zu nennen, welche eine zu weitgehende Verengerung der Intercellularräume zweifellos verhüten können. Ob dies wirklich ihre Function ist, muss hier dahingestellt bleiben.

B. Die Ausgänge des Durchlüftungssystems.

Damit das Durchlüftungssystem mit der äussern Atmosphäre in direkter Communication stehe und ein freies Aus- und Einströmen von Gasen erfolgen könne, müssen die Hautgewebe an bestimmten Stellen durchbrochen sein, das Durchlüftungssystem muss offene Ausführungsgänge besitzen. Es sind dies in der Epidermis die Spaltöffnungen *(Stomata)*, im Periderm die Lenticellen.

1. Die Spaltöffnungen.

1. Allgemeines über die Function der Spaltöffnungen. Bevor wir uns mit dem anatomischen Bau des Spaltöffnungsapparates, seiner Lage und seinem Vorkommen eingehender beschäftigen, haben wir vorerst die physiologische Function der Spaltöffnungen im Allgemeinen näher ins Auge zu fassen.

Schon seit DUTROCHET weiss man, dass die Spaltöffnungen wirklich Ausführungsgänge des Intercellularsystems sind. In verschiedenen Modificationen wurden zur Sicherstellung dieser Thatsache Experimente durchgeführt, welche alle darlegen sollten, dass in die Spaltöffnungen Luft eingepresst werden kann, deren Austritt aus den abgeschnittenen Blattstielen oder Stengeln dann leicht zu beobachten ist. Solche Versuche wurden von DUTROCHET, UNGER, SACHS u. A. angestellt[1]) und werden sie in allen Hand- und Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie beschrieben. Besonders eingehend hat man den Einfluss der Spaltöffnungen auf die Abgabe von Wasserdampf seitens der transpirirenden Pflanze studirt. Die von GARREAU, UNGER, DEHERAIN, J. BOUSSINGAULT u. A. durch zahlreiche Versuche constatirte Thatsache, dass die nicht spaltöffnungsfreien Oberseiten der Laubblätter viel weniger Wasserdampf abgeben, als die mit Spaltöffnungen oft dicht besäeten Unterseiten ist zweifellos auf die soeben angeführte ungleiche Vertheilung der Spaltöffnungen zurückzuführen. GARREAU benützte zu diesen Versuchen zwei gleich grosse tubulirte Glasglocken, welche der Ober- und Unterseite desselben Blattes luftdicht aufgesetzt wurden. In jeder Glocke befand sich ein Schälchen mit Chlorcalcium, dessen Gewichtszunahme die abgegebene Wassermenge bestimmen liess. PFEFFER hat in seiner Pflanzenphysiologie (I. Bd. pag. 144) einige der GARREAU'schen Versuchsergebnisse tabellarisch mitgetheilt und die nachfolgenden Beispiele sind dieser Zusammenstellung entnommen.

---

[1]) Vergl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. 1. Bd. 96.

	Grösse der transpirirenden Blattflächen in Centim.	Verhältnisszahl der Spaltöffnungen.		In 24 Stunden transpirirtes Wasser. Grm.
Atropa belladonna	40	Oben	10	0,48
		Unten	55	0,60
Syringa vulgaris	20	Oben	100	0,30
		Unten	150	0,60
Tilia europaea	20	Oben	00	0,20
		Unten	60	0,49

Nachdem die Cuticula für Wasserdampf nicht undurchlässig ist, so ist eine vollständige Proportionalität zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und der abgeschiedenen Wassermenge nicht möglich. Ferner ist zu erwähnen, dass die GARREAU'schen Versuche den Einfluss der Spaltöfinungen auf die Transpiration sicherlich etwas geringer erscheinen lassen, als dem thatsächlichen Verhältnisse entspricht; und zwar deshalb, weil in Folge der grossen Lufttrockenheit, die in den beiden Glasglocken herrschte, die Cuticular-Transpiration der zu den Versuchen verwandten Blätter viel ausgiebiger sein musste, als unter normalen Verhältnissen.[1])

In anderer Weise experimentirte A. MERGET,[2]) um die hervorragende Rolle der Spaltöffnungen bei der Transpiration ersichtlich zu machen; seine Methode bestand in dem Auflegen des zu untersuchenden Blattes auf ein Papier, welches mit einer Schicht von Eisen- und Palladiumchlorür bedeckt war. Nachdem ein derartig präparirtes Papier, welches anfänglich eine gelblichweisse Färbung zeigt, um so dunklere Farbentöne annimmt, je feuchter es wird, so lieferten die aufgelegten Blätter verschieden schattirte Abdrücke, je nach der Menge des von ihnen abgeschiedenen Wasserdampfes. Auf Grund dieser Abdrücke konnte dann auf die Rolle der Spaltöffnungen beim Transpirationsprocesse geschlossen werden. —

Von HÖHNEL wurde in seiner bereits erwähnten Abhandlung nachgewiesen, dass die Transpirationskurve des sich entwickelnden Laubblattes zwei Maxima aufweist, wovon das eine grössere Maximum in das frühe Jugendstadium des Blattes fällt, das zweite dagegen mit der vollständigen Entwickelung des Blattes erreicht wird. Dieser Verlauf der Transpirationskurve kann aus dem Verhalten der Cuticula und der Spaltöffnungen vollständig erklärt werden. So lange die Cuticula zart, die Stomata unentwickelt sind, findet »cuticulare« Transpiration statt. In dem Maasse, als sich die Cuticula verdickt, sinkt die Transpiration bis zu einem Minimum, um mit der Entwickelung der Spaltöffnungen als »stomatäre« Transpiration wieder zu steigen.

2. Bau und Mechanik des Spaltöffnungsapparates. Nur in seltenen Fällen werden die Spaltöffnungen durch blosses Auseinanderweichen von gewöhnlichen Epidermiszellen gebildet. Derartige Lücken sind beispielsweise von WALDNER[3]) in der Oberhaut der Blumenblätter von *Franciscea macrantha*

[1]) Auf andere Fehlerquellen hat HOEHNEL hingewiesen. Vergl. dessen Abhandlung über den Gang des Wassergehaltes etc. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. I. Bd. 4. ff.

[2]) Sur les fonctions des feuilles. Rôle des stomates dans l'exhalation et dans l'inhalation des vapeurs aqueuses par les feuilles, Comptes rendus, T. 87. pag. 293.

[3]) Ueber eigenthümliche Oeffnungen in der Oberhaut der Blumenblätter von *Franciscea macrantha* POHL, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 77. Bd. I. Abth. 1878.

beobachtet worden. Sie kommen namentlich auf der Blattunterseite vor und bilden kreisrunde, linsenförmige oder rhombische Oeffnungen, welche die ganze Tiefe der Epidermiszellen durchsetzen und in darunter befindliche Intercellularräume münden. Derartige Spaltöffnungen finden aber deshalb keine allgemeinere Verwendung, weil ihnen begreiflicherweise die Fähigkeit abgeht, sich behufs einer zweckentsprechenden Regulirung des Gasaustausches zu erweitern oder zu verengern, sich zu öffnen oder ganz zu schliessen. Diese Fähigkeit wird bloss erreicht, indem die an die Spalte angrenzenden Zellen als ein zu diesem Zwecke speciell eingerichteter Schliess- und Oeffnungsapparat functioniren. Mit dem Bau und der Mechanik dieses Apparates haben wir uns im Folgenden zu beschäftigen.

So eingehend der anatomische Bau der Spaltöffnungen seit GREW und MALPIGHI studirt wurde, so ist doch das Spiel des Oeffnens und Schliessens bis auf die neueste Zeit in den wesentlichen Punkten unaufgeklärt geblieben. Seit den grundlegenden Untersuchungen VON MOHL's über diesen Gegenstand, welche bereits im Jahre 1856 erschienen, ist bis zum Jahre 1881 keine Arbeit veröffentlicht worden, welche als ein wesentlicher Fortschritt zu bezeichnen gewesen wäre. Erst im letztgenannten Jahre brachte eine Abhandlung von SCHWENDENER[1]) zahlreiche neue Aufschlüsse über die Beziehungen zwischen Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Durch den genannten Forscher wurden die wichtigsten dieser Beziehungen vollständig klar gelegt und ich werde mich deshalb im Nachfolgenden hauptsächlich auf die erwähnte Abhandlung SCHWENDENER's zu stützen haben.

Wenn wir der abweichenden Gestaltung des Spaltöffnungsapparates bei verschiedenen Lebermoosen absehen, so besteht derselbe der Hauptsache nach aus zwei nebeneinanderliegenden schlauchartigen Zellen, welche mit ihren Enden fest verbunden sind und zwischen sich die eigentliche Spaltöffnung frei lassen. Wenn sich diese beiden »Schliesszellen« halbmondförmig krümmen, so erweitert sich natürlich die Spalte; wenn sie sich gerade strecken, so verengert und schliesst sich die Oeffnung. Von dem Krümmungsgrade der Schliesszellen hängt also die Weite der Spaltöffnungen ab; die zu beantwortende Hauptfrage lautet demnach: Wie kommt die Krümmung, wie die Gradestreckung der Schliesszellen auf Grund ihres anatomischen Baues mechanisch zu Stande?

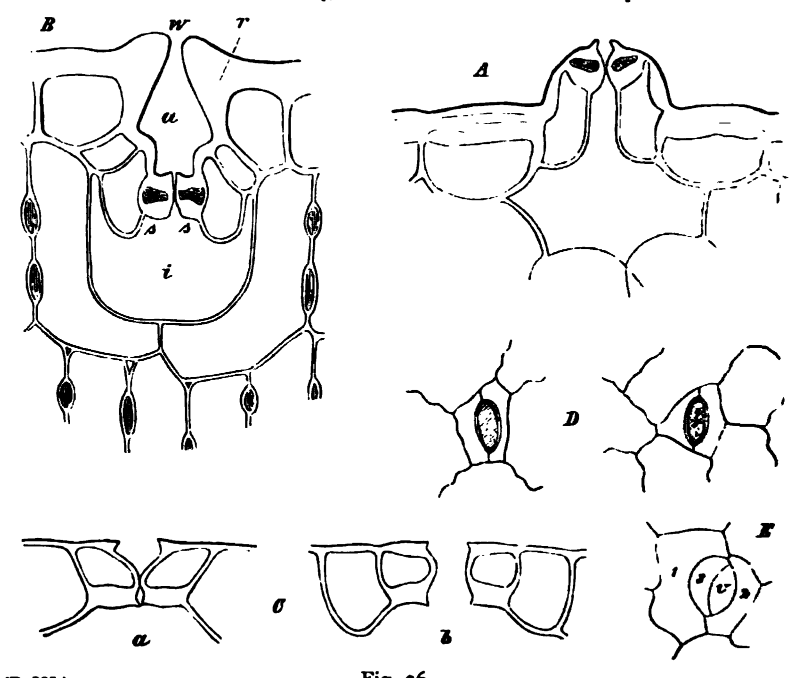
Für die Beantwortung dieser Frage war bereits durch H. VON MOHL's Untersuchungen der leitende Gesichtspunkt gewonnen worden. Dieser Forscher hat nämlich gezeigt, dass durch Einlegen der Präparate in reines Wasser die Spalten geöffnet und erweitert, durch Einlegen in Zuckerlösung dagegen verengert und geschlossen werden können. Steigt also der Turgor der Schliesszellen, so krümmen sich dieselben, sinkt er dagegen, so strecken sich die Zellen gerade. Diese Abhängigkeit des Spiels der Schliesszellen von der Grösse ihres Turgors muss festgehalten werden, wenn man zum Verständnisse ihres anatomischen Baues gelangen will.

Bei vielen Pflanzen zeigen die Schliesszellen auf ihrer der Spalte zugekehrten Bauchseite weit stärkere Membranverdickungen, als auf der meist zartwandigen Rückenseite. Gewöhnlich ist die Bauchseite mit zwei im Querschnitt drei- oder viereckigen Verdickungsleisten versehen, welche der oberen und unteren Längskante entsprechen (Fig. 26, 27), und mit Rücksicht auf eine durch das

---

[1]) Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wissenschaften 1881.

Centrum der Schliesszelle und rechtwinkelig zur Blattfläche gelegte Ebene entschieden asymetrisch angeordnet sind. Steigt nun der Turgor der Schliesszelle, so wird natürlich der hydrostatische Druck des Zellsaftes die dünnwandige Rückenseite stärker dehnen, als die mit Verdickungsleisten versehene Bauchseite; die Schliesszelle muss sich entsprechend krümmen und die Spaltöffnung wird weiter. Bei sinkendem Turgor wird sich die Zelle in Folge der stärkeren Contraction der Rückenseite wieder gerade strecken und die Spalte schliessen. Im



(B. 285.) Fig. 26.

Bau des Spaltöffnungsapparates. A Erhöhte Spaltöffnung der Deckspelze von *Cyperus glaber*. B Eingesenkte Spaltöffnung von *Hakea suaveolens*; s s Schliesszellen; i innere, a äussere Athemhöhle; r Ringleiste. C Spaltöffnungen von *Vinca rosea*; a im geschlossenen, b im geöffneten Zustande (nach SCHWENDENER). D Spaltöffnungen von *Lemna minor*; die functionslosen Schliesszellen besitzen unregelmässige Contouren und nähern sich in ihrem Bau den übrigen Epidermiszellen. E junge Spaltöffnung von *Mercurialis perennis*. Die eine Schliesszelle (3) erscheint als jüngstes Segment, die andere (v) als Scheitelzelle des ganzen aus der Urmutterzelle hervorgegangenen Zellcomplexes.

Grossen und Ganzen verhält sich also eine derartige gebaute Schliesszelle wie ein kurzes Stück einer Kautschuckröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist, als auf der anderen; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf die Röhrenwandungen wirken lässt, so kommt eine entsprechende Krümmung zu Stande. — Die Zweizahl der Verdickungsleisten ist aus verschiedenen Gründen vortheilhaft; so ist es einleuchtend, dass der ganze Mechanismus in Folge der Fixirung zweier Längslinien regelmässiger spielt, als wenn z. B. nur eine Leiste mitten auf der Bauchwand verlaufen würde. Ausserdem ermöglicht der zarte Membranstreifen zwischen diesen beiden Leisten, dass sich die Bauchwand charnierartig um die Mittellinie bewegen und demnach beim Schliessen stark vorwölben kann. Die beiden Leisten der Schliesszelle lassen sich demnach, wie SCHWENDENER sagt, mit den festen Kartons einer halbgeöffneten Mappe vergleichen, und der zarte Membranstreifen der Bauchwand mit dem weichen

Rückenleder dieser Mappe. Endlich ist noch als dritter Vortheil hervorzuheben, dass sich der Verschluss mit zarten aneinandergepressten Membranen vollständiger herstellen lässt, als mit dicken und verhältnissmässig starren Wandungen.

Der soeben geschilderte Bau der Schliesszellen ist bei allen Monocotylen und Dicotylen mit schwach gebauter Epidermis Regel. Besonders übersichtlich gestalten sich die Verhältnisse bei *Amaryllis formosissima*, an deren Spaltöffnungen die Mechanik des Oeffnens und Schliessens seit MOHL schon mehrmals studirt wurde. Auch SCHWENDENER hat dieser Pflanze seine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Er schildert in eingehendster Weise die Vorgänge, welche sich beim Oeffnen und Schliessen ihrer Spaltöffnungen vollziehen, indem er aus den durch genaue Messungen ermittelten Form- und Dimensionsänderungen der Schliesszellen die entsprechenden Bewegungserscheinungen ableitet. Hinsichtlich dieser Details muss hier auf SCHWENDENER's Originalabhandlung verwiesen werden.

Bei einer anderen Reihe von Pflanzen, welche sich durch derbe Phyllodien und immergrüne Blätter mit sehr starker Epidermis auszeichnen, sind die Wandungen der Schliesszellen meist so ansehnlich verdickt, dass die Lumina nur mehr enge, quergestellte Spalten vorstellen. Stets aber bleibt auf der Rückenseite der Zelle ein mehr oder weniger breiter Längsstreifen zart und unverdickt. Den Zweck dieser Einrichtung werden wir später kennen lernen. Bei dieser Verdickungsweise fallen die Schwerpunkte der mächtigen, halbcylindrischen Verdickungsstreifen in die Medianebene der Schliesszellen; ihre Anordnung ist also eine symmetrische und bei gesteigertem Turgor kann sich die Rückenseite nicht stärker ausdehnen, als die Bauchseite. Die Krümmung der Schliesszellen muss also auf andere Weise zu Stande kommen. Sie erfolgt dadurch, dass die sich verlängernden Schliesszellen seitens der ober- und unterseits angrenzenden Epidermiszellen einen Gegendruck erfahren und in Folge dessen, nach Art einer überlasteten Säule, seitlich ausbiegen müssen; dabei wird aber vorausgesetzt, dass die Schliesszellen schon im spannungslosen Zustande eine gleichsinnige Krümmung zeigen, was ja in der That fast immer der Fall ist. — Hieher gehören die Spaltöffnungen der älteren Phyllodien von *Acacia leprosa*, *farinosa* und *acinacea*, der Blätter von *Melaleuca uncinata*, *Hakea suaveolens*, *Carex hirta*.

Wir haben im Vorausgegangenen die beiden Extreme hinsichtlich des Baues und des Krümmungsmechanismus der Schliesszellen kennen gelernt. Zwischen diesen beiden extremen Formen giebt es die mannigfachsten Uebergänge, wobei sich natürlich auch die mechanischen Vorgänge der Krümmung entsprechend compliciren, beziehungsweise combiniren müssen.

Es sind jetzt noch zwei anatomische Eigenthümlichkeiten zu besprechen, welche sämmtlichen functionirenden Spaltöffnungen zukommen, mögen sie der einen oder der anderen Gruppe angehören oder auch Uebergangsformen vorstellen.

Die eine dieser Einrichtungen bezeichnet SCHWENDENER als das Hautgelenk der Spaltöffnung. Sie besteht gewöhnlich aus einer mehr oder weniger verdünnten Stelle der äusseren Epidermiswand, rechts und links von den Schliesszellen (Fig. 26 A, Fig. 28 C, D). Bald ist sie eine äusserst schmale Rinne in der dicken Aussenwand (*Prunus Laurocerasus*, *Myrtus communis*), bald eine etwas breitere Membranlamelle von gleichmässiger Dicke, wie bei den Cyperaceen. Wenn die Aussenwandungen der Epidermiszellen besonders stark verdickt sind und über den Spaltöffnungen eine spalten- oder trichterförmige Unterbrechung zeigen, dann sind die Schliesszellen an den unteren Rändern dieser Vertiefungen gleichsam

aufgehängt und zwar oben mittelst jener zarten Membranlamellen, welche das Hautgelenk bilden (*Aloë soccotrina, nigricans, Templetonia glauca, Allium altaicum* und *Cepa* u. A.). Es ist leicht einzusehen, dass durch diese ganze Einrichtung die Beweglichkeit der Schliesszellen auf der Rückenseite ermöglicht wird. Ohne Hautgelenk wäre der Spaltöffnungsapparat zwischen die starren Epidermiszellwände fest und unverrückbar eingeklemmt und das Oeffnen und Schliessen der Spalte unmöglich.

Die andere Einrichtung ist bereits erwähnt worden. Sie besteht darin, dass entweder die ganze Rückenseite der Schliesszelle oder doch ein bestimmter Längsstreifen derselben zartwandig ist. Abgesehen von der mechanischen Bedeutung dieser Eigenthümlichkeit in der ersten Gruppe von Spaltöffnungen handelt es sich hier augenscheinlich um eine Erleichterung des diosmotischen Verkehrs zwischen den Schliesszellen und den benachbarten Epidermiszellen. Auch die chemische Beschaffenheit der unverdickten Wandstelle weist in manchen Fällen auf ihre Bedeutung für den Säfteverkehr hin. Während nämlich die Wandungen der Schliesszellen häufig in ihrem ganzen Umfange cuticularisirt sind, besteht die erwähnte Stelle aus gewöhnlicher Cellulose (*Macrozamia cylindrica, Pinus*-Arten und andere Coniferen.) —

Diese für das Sinken und Steigen des Turgors der Schliesszellen überaus wichtige Einrichtung giebt uns Gelegenheit, auf die Grösse des hydrostatischen Druckes in den genannten Zellen und auf die Ursachen seines Wechsels einzugehen. SCHWENDENER hat unter bestimmten Voraussetzungen[1]) die Druckgrösse annähernd berechnet. Bei einer Membrandicke von 1 Mikrom. ist dieselbe (natürlich im gespannten Zustande der Schliesszellen) ungefähr 5 Atmosphären, bei 2 Mikrom. Membrandicke 10 Atmosphären gleichzusetzen. — Was die Aenderungen in der Grösse des hydrostatischen Drucks betrifft, wodurch eben das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen bewirkt wird, so ist hervorzuheben, dass alle diejenigen Momente, welche auf die Turgescenz der ganzen Pflanze Einfluss nehmen, begreiflicherweise auch den Turgor der Schliesszellen steigern oder erniedrigen. Welkt also die Pflanze in Folge der Trockenheit der Luft oder des Bodens, so sinkt auch der Turgor der Schliesszellen und die Spaltöffnungen schliessen oder verengern sich. Dadurch wird aber die weitere Abgabe von Wasserdampf verringert. Gesteigerte Wasserzufuhr, welche die Turgescenz der ganzen Pflanze erhöht, kommt dann auch den Schliesszellen zu Gute und die Spaltöffnungen können sich wieder öffnen und erweitern. Diese Abhängigkeit des Turgors der Schliesszellen vom Turgescenzzustande der ganzen Pflanze macht eben die Schliesszellen zu Regulatoren der Transpiration, als welchen ihnen die Fähigkeit des Oeffnens und Schliessens vor Allem zukommt. Die Richtigkeit dieser Auffassung erhellt u. A. aus der auch von SCHWENDENER hervorgehobenen Thatsache, dass die Spaltöffnungen verschiedener Wasserpflanzen, welche sich gegen zu grosse Transpiration natürlich nicht zu schützen brauchen, niemals geschlossen werden. Die Schliesszellen bleiben auch im spannungslosen Zustande gekrümmt. Hierher gehören die Spaltöffnungen von *Alisma Plantago, Calla palustris, Salvinia natans, Azolla, Lemna* u. A. Die Functionslosigkeit der Schliesszellen dieser Pflanzen ist auch auf ihre anatomische Ausbildung nicht ohne Einfluss geblieben. Bei *Azolla* und *Salvinia* hat bereits STRASBURGER statt der charakteristischen Halbmondform einen polygonal-eckigen Umriss der Schliesszellen constatirt, und das Gleiche habe

[1]) Vgl. l. c. pag. 850.

ich bei den Wasserlinsen gefunden. Wie aus der obigen Abbildung (Fig. 26 D) hervorgeht, kommen die Spaltöffnungszellen von *Lemna* hinsichtlich ihrer Gestalt den angrenzenden Epidermiszellen ziemlich nahe, sie degeneriren gewissermassen in Folge ihrer Functionslosigkeit. —

Zu den äusseren Agentien, welche für das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen massgebend sind, ist auch das Licht zu rechnen. Schon MOHL constatirte, dass sich die Stomata im Lichte öffnen, und CZECH fand, dass sie im Dunkeln sich schliessen. In welcher Weise die Unterschiede in der Beleuchtung eine Turgescenzänderung der Schliesszellen veranlassen, ist noch nicht ermittelt. Jedenfalls können in Folge dieses Lichteinflusses die Turgoränderungen der Schliesszellen und der betreffenden Pflanzentheile keinen vollständigen Parallelismus zeigen. —

Am Schlusse dieser Auseinandersetzungen muss auch noch mit einigen Worten der Bedeutung der Chlorophyll- und Stärkekörner gedacht werden, welche in den Schliesszellen so häufig vorkommen. Die Turgescenzänderungen der letzteren hängen natürlich von der wechselnden Quantität und Qualität der in den Zellen vorhandenen osmotisch wirksamen Stoffe ab. Es liegt nun nahe, den Chlorophyllapparat der Schliesszellen mit der Erzeugung dieser Substanzen in Beziehung zu bringen und die Stärke als einen Reservestoff aufzufassen, welcher allmählich nach Bedarf in jene osmotisch wirksame Substanz umgewandelt wird. Eingehende Untersuchungen hierüber fehlen noch.

3. Sonstige Beziehungen des Baues und der Lage der Spaltöffnungen zur Transpiration. Im vorstehenden Abschnitte wurde auf den anatomischen Bau der Spaltöffnungen nur insofern Rücksicht genommen, als derselbe mit der Mechanik des Oeffnens und Schliessens zusammenhängt. Wir haben jetzt noch eine Reihe anatomischer Eigenthümlichkeiten zu betrachten, welche unabhängig von der Mechanik des Schliessapparates auf die Transpirationsgrösse einen grossen Einfluss nehmen.

Die Schliesszellen sind häufig am oberen und unteren Rande der Bauchseite mit vorspringenden Leisten versehen, welche am Querschnitt mehr oder minder spitze Hörnchen bilden. Diese rinnenförmigen Leisten überdecken zwei Hohlräume, welche durch die eigentliche Spaltöffnung, die »Centralspalte« von einander getrennt werden; der obere Hohlraum heisst Vorhof, der untere Hinterhof; beide Höfe werden seitlich von den Bauchwandungen der Schliesszellen begrenzt. Den Eingang in den Vorhof nennt TSCHIRCH[1]) die Eisodialöffnung, den Ausgang aus dem Hinterhof Opisthialöffnung. Wenn die Spaltöffnung tiefer liegt als die angrenzenden Epidermiszellen, so kann man das derartig entstehende Grübchen als äussere Athemhöhle bezeichnen. Dieselbe erscheint in Form einer Schale, eines Krugs, Trichters oder Cylinders; ihre Ausgangsöffnung ist also durch wall- oder leistenartige Vorsprünge seitens der benachbarten Epidermiszellen häufig verengert. Als innere Athemhöhle bezeichnet man den unter der Spaltöffnung fast ausnahmslos vorhandenen Intercellularraum, in welchen die Durchlüftungskanäle des angrenzenden Gewebes einmünden.

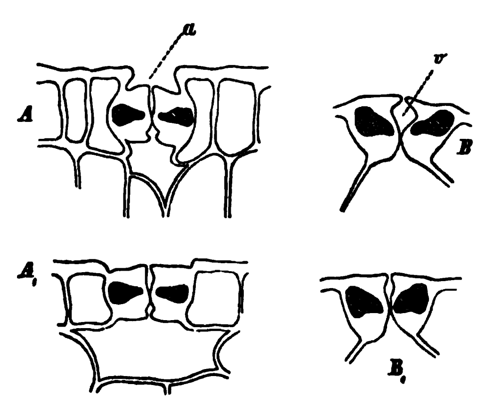
Durch die verschiedene Ausbildung dieser einzelnen Theile des ganzen Spaltöffnungsapparates und die vielfachen Variationen, welche in dieser Hinsicht mög-

[1]) Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, Neue Folge, B. IX. Heft 3 und 4.

lich sind, ist die Pflanze im Stande, die Spaltöffnungen ihren Transpirationsverhältnissen sehr vollständig anzupassen. Einige Beispiele mögen das Gesagte erläutern.

Eine Spaltöffnung, welche in gleichem Niveau mit den Epidermiszellen liegt oder sogar über dieselben emporgehoben wird (Fig. 26 A), welche ferner keinen Vorhof besitzt oder mit sehr weiter Eisodialöffnung versehen ist, wird offenbar wegen des sehr erleichterten Austrittes des Wasserdampfes nur dort am Platze sein, wo die Verdunstungsgrösse beträchtlich steigen kann, ohne dass die Gefahr des Austrocknens nahe rückt. Dem entsprechend finden wir derartig gebaute Spaltöffnungen hauptsächlich an Sumpf- und Wasserpflanzen, wie überhaupt an Gewächsen, welche feuchte Standorte bevorzugen z. B. an Farnkräutern.

Betrachten wir nun ein entgegengesetztes Extrem z. B. die Spaltöffnungen des Blattes von *Hakea suaveolens*. Durch breite, leistenartige Vorsprünge seitens der benachbarten Epidermiszellen wird eine trichterförmige äussere Athemhöhle gebildet, auf deren Grund die Spaltöffnung in einer zweiten, kleineren Vertiefung liegt (Fig. 26 B a). Auf diese Weise befindet sich über der Spaltöffnung ein mit Wasserdampf erfüllter Hohlraum, in welchem sozusagen Windstille herrscht, wenn über die Blattoberfläche ein Luftstrom hinstreicht. Man begreift, dass diese ganze Anordnung eine Schutzeinrichtung gegen zu lebhafte Transpiration vorstellt. In der That sehen wir, dass zahlreiche Pflanzen, welche in trockneren Klimaten leben, ihre Verdunstungsgrösse durch derartig vertiefte Spaltöffnungen herabsetzen. Es giebt nun in dieser Hinsicht, wie TSCHIRCH ausführlich gezeigt hat, zahlreiche Variationen des Baues und der Lagerung. Von den seichten Schalenvertiefungen der Blätter des Oelbaumes an bis zu den tiefen, mit Haaren ausgekleideten Krügen des Oleanderblattes, auf deren Grund gleich mehrere Spaltöffnungen auftreten, giebt es die verschiedensten Abstufungen. Dieselben sind um so mannigfaltiger, als jener windstille Hohlraum nicht bloss durch Ausbildung einer äusseren Athemhöhle, sondern auch durch Erweiterung des Vorhofes geschaffen werden kann. Die physiologische Bedeutung dieser beiden Räume ist offenbar ganz die gleiche.



(B. 286.) Fig. 27.

Ungleiche Ausbildung des Spaltöffnungsapparates auf Ober- und Unterseite des Laubblattes. A Spaltöffnung der Blattoberseite von *Populus pyramidalis*. Die Schliesszellen sind etwas eingesenkt, so dass eine äussere Athemhöhle (a) gebildet wird, welche seicht trichterförmig ist. A_1 Spaltöffnung von der Unterseite desselben Blattes; die Schliesszellen sind kaum merklich unter das Niveau der Epidermis gedrückt. B Spaltöffnung von der Oberseite, B_1 von der Unterseite des Laubblattes von *Plantago major*. Die erstere besitzt einen weiteren Vorhof (v).

Sowie die Dicke der Epidermiszellwandungen an verschiedenen Organen derselben Pflanze eine variable ist, ebenso werden voraussichtlich auch die geschilderten Schutzeinrichtungen des Spaltöffnungsapparates bald mehr, bald weniger ausgiebig sein. Dass sich derartige Unterschiede selbst an den verschiedenen Seiten desselben Laubblattes zeigen können, geht aus den obenstehenden Abbildungen (Fig. 27) hervor. Bei *Populus pyramidalis* hat die Mehrzahl der Spalt-

öffnungen auf der Blattoberseite eine ziemlich vertiefte Lage (Fig. 27 A); die äusseren Athemhöhlen sind in Form seichter Trichter ausgebildet. Auf der Blattunterseite ist die Einsenkung der Spaltöffnungen kaum angedeutet (Fig. 27 A_1). Bei *Plantago major* fand ich auf der Blattoberseite die Vorhöfe meistens beträchtlich weiter, als auf der Blattunterseite (Fig. 27 B und B_1). Man sieht also, dass auf jener Blattseite, auf welcher erhöhte Beleuchtung und Erwärmung die Transpiration ansehnlich steigern, die diesbezüglichen Schutzeinrichtungen der Spaltöffnungen sich viel entschiedener ausprägen. Uebrigens sind diese Unterschiede nicht bei allen Pflanzen deutlich wahrnehmbar, welche auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen aufweisen. Auch bei den vorhin genannten Arten gilt der erwähnte Unterschied bloss für die Mehrzahl der Spaltöffnungen.

Es sind jetzt noch einige Bemerkungen über die innere Athemhöhle beizufügen. Dieselbe stellt ein Luftreservoir vor, in welches die Durchlüftungskanäle allseits einmünden; damit dieser Hohlraum bei etwaigen Biegungen des Organs nicht eingedrückt werde, sind nicht selten mechanische Einrichtungen vorhanden, welche die Athemhöhle in dieser Beziehung sichern sollen. Wenn die Spaltöffnungen in Längsreihen angeordnet sind, wie dies bei den meisten Grasblättern, bei Coniferennadeln etc. der Fall ist, so zeigt sich gewöhnlich eine ganz auffällige Ueberwölbung der meist zu Kanälen verschmolzenen Athemhöhlen seitens der angrenzenden Zellen. Dieselbe besteht darin, dass sich unter jeder Spaltöffnung zwei gestreckte Chlorophyllzellen zu einem Bogen vereinigen, welcher den Athemkanal quer überspannt (Fig. 28 A, A_1, Fig. 26 B). Bei *Iris germanica*, auf deren Blättern die Spaltöffnungen unregelmässig zerstreut sind, wird jede Athemhöhle von 3—4 gekrümmten Chlorophyllzellen ringförmig umfasst (Fig. 28 B, B_1).

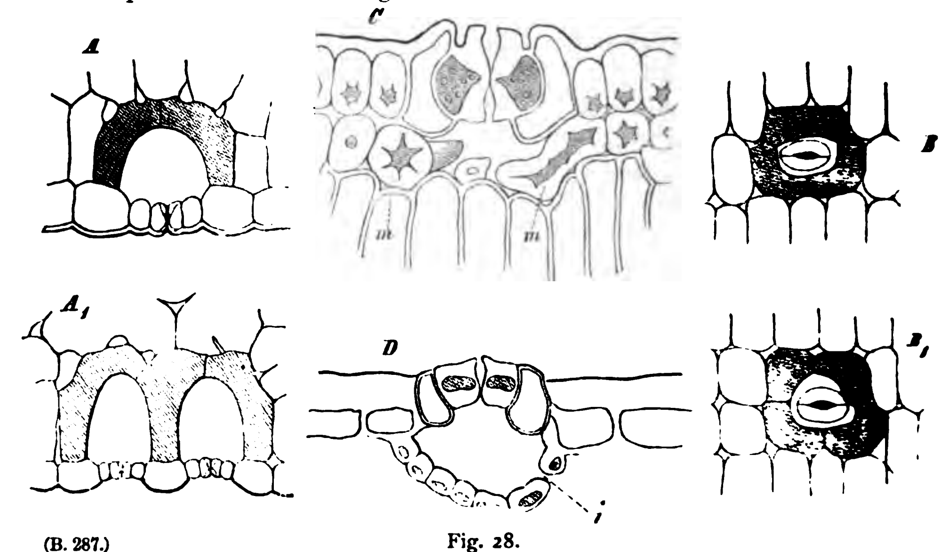
Eine mehr als localmechanische Bedeutung kommt, wie WESTERMAIER[1]) gezeigt hat, den aus dickwandigen Zellen bestehenden festen Rinnen zu, welche die zu Längskanälen verschmolzenen Athemhöhlen im Halme von *Scirpus caespitosus*, *Eriophorum alpinum* etc. überwölben (Fig. 28 D). In Folge des reihenweisen Auftretens von Spaltöffnungen findet nämlich eine empfindliche Schwächung des tangentialen Verbandes der Bastträger statt. Indem nun die an den Athemkanal grenzenden Zellen die vorhin erwähnte feste Rinne bilden, welche durch dicke Radialwände von Epidermiszellen bald rechts, bald links an die starre Epidermis förmlich »festgenagelt« wird, so ist die Entstehung einer empfindlichen Lücke im tangentialen Trägerverbande vollkommen vermieden. Zur Herstellung der Communication zwischen den Durchlüftungsräumen des angrenzenden Gewebes und dem Athemkanale lassen die dickwandigen Zellen jener Rinne stellenweise Intercellularräume zwischen sich frei (Fig. 28 Di).

Als eine merkwürdige Schutzeinrichtung gegen zu grosse Transpiration ist die Auskleidung der Athemhöhle mit eigenthümlich geformten mechanischen Zellen oder Zellfortsätzen zu betrachten, welche von TSCHIRCH[2]) in den Blättern von *Kingia australis* und *Xanthorrhoea hastilis* beobachtet wurde. Bei der ersteren Pflanze ist die Athemhöhle durch eine vielfach gewundene, höckerige Zelle mit stark verdickten Wandungen vom Pallisadengewebe abgeschlossen. Mit ihren seitlichen Fortsätzen ist diese »Schutzzelle« mit den beiderseitigen subepidermalen Bastzellen fest verwachsen. Der auf diese Weise erzielte Verschluss der Athem-

[1]) Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems. III. Anatomische Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittsform biegungsfester Organe. Monatsberichte d. k. Akademie der Wissenschaften in Berlin. 1881.

[2]) Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis*. pag. 11 des Separatabdrucks.

höhle ist übrigens kein fester, er ist vielmehr, wie TSCHIRCH sagt, etwa mit einem Verschlusse vergleichbar, den ein auf eine Oeffnung gewälzter Stein von sehr unregelmässiger Gestalt bewirkt: er verschliesst wol die Oeffnung und erschwert die Communication, hebt sich jedoch nicht auf; zwischen den Protuberanzen können die Gase frei circuliren. Bei *Xanthorrhoea hastilis* erfolgt der theilweise Verschluss der Athemhöhle durch wulstartige Fortsätze, welche die benachbarten Bastzellen der subepidermalen Versteifungsröhre in die Athemhöhle hineinsenden. Bei



(B. 287.) Fig. 28.

Bau der inneren Athemhöhle. A A_1 Ueberwölbung der Athemhöhle mit chlorophyllführenden Parenchymzellen. A im Laubblatte von *Elymus canadensis*. A_1 im Laubblatte von *Elym. arenarius*. B B_1 ringförmige Umfassung der Athemhöhle mittelst chlorophyllführender Parenchymzellen im Laubblatte von *Iris germanica*. C Verengerung der Athemhöhle mittelst starkverdickter mechanischer Zellen (m) bei *Xanthorrhoea hastilis* (nach TSCHIRCH). D Querschnitt durch einen Athemkanal des Halmes von *Eriophorum alpinum*; die den Kanal begrenzenden Zellen bilden eine feste Rinne, welche bei i von einem Intercellularraum durchbrochen wird (nach WESTERMAIER).

Elegia nuda und anderen *Restiaceen* fand PFITZER eine offenbar dem gleichen Zwecke dienende Auskleidung der Athemhöhlen mit cuticularisirten Zellen.

4. Vorkommen und Vertheilung der Spaltöffnungen. Aus dem Umstande, dass die Spaltöffnungen die offene Communication der Durchlüftungsräume der Pflanze mit der äusseren Atmosphäre herzustellen haben, erklärt sich ohne Weiteres, dass diese Apparate bloss an den von Luft umgebenen Pflanzentheilen vorkommen, den Wurzeln dagegen und den submersen Theilen fehlen, und dass die Epidermis bloss dort von Spaltöffnungen durchbrochen wird, wo dieselbe ein an Intercellularräumen zum mindesten nicht armes Gewebe überdeckt. Ueber subepidermalen Bastrippen, Bastringen, Collenchymsträngen etc. werden desshalb keine Spaltöffnungen ausgebildet.

Abgesehen von den Wurzeln giebt es wol keine Pflanzenorgane, an welchen man noch keine Spaltöffnungen gefunden hätte. Am reichlichsten kommen aber dieselben an den Laubblättern vor, den Assimilations- und zugleich auch Transpirationsorganen der Pflanze. Hier kommen durchschnittlich 100—300 Spaltöffnungen auf den Quadratmillimeter. Im Maximum wurden von WEISS auf der Blattunterseite von *Olea europaea* 675, von UNGER bei *Brassica Rapa* 716 pro □ Millim. gefunden. Wie der Bau so steht auch die Menge der Spaltöffnungen

in Beziehung zu der Transpirationsgrösse der betreffenden Pflanzen, beziehungsweise zu ihren Standorten, allein diese Beziehungen sind, wie neuerlich von TSCHIRCH[1]) hervorgehoben wurde, offenbar weit verwickelter, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Es ist eben nicht zu vergessen, dass die Spaltöffnungen bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gebaut sind. Die Weite der Centralspalte ist grossen Schwankungen unterworfen, die Einsenkung unter das Niveau der Epidermis ist ungleich gross u. s. w So kann es kommen, dass 1 Spaltöffnung der einen Pflanze in Bezug auf den Gasaustausch eben so viel leistet, als wie 2—3 Spaltöffnungen einer anderen Pflanze; damit ist auch schon gesagt, dass ein weitergehender Parallelismus zwischen der Menge Spaltöffnungen und den Feuchtigkeitsverhältnissen der jeweiligen Standorte nicht zu erwarten ist. Bloss im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass mit der wachsenden Trockenheit des Standortes die Zahl der Spaltöffnungen abnimmt. Einer von TSCHIRCH zusammengestellten Tabelle entnehme ich folgende, den angeführten Satz illustrirende Zahlen:

		Blattoberseite	Blattunterseite
Nymphea alba	Wasser	460	0
„ *terminalis*		625	0
Quercus Robur	feuchte Wälder	0	346
„ *pedunculata*		0	288—438
Prunus domestica	Obstgärten	0	253
Pirus Malus		0	246
Triticum sativum	Felder	47	32
Avena sativa		40	27
Sedum acre	steinige,	21	14
Sempervivum tectorum	trockene Stellen	11	14

Begreiflicherweise erhält man um so vergleichbarere Zahlen, je näher die betreffenden Pflanzenformen einander verwandt sind. Von ZINGELER, welcher verschiedene *Carex*-Arten verglich und PFITZER, welcher seine Untersuchungen auf die Gräser beschränkte, sind desshalb verhältnissmässig sehr übereinstimmende Zahlen ermittelt worden.

An dorsiventral gebauten Blättern treten die Spaltöffnungen in der Regel auf der Blattunterseite auf, d. i. auf derselben Seite, welche das Transpirationsgewebe des Blattes zur Ausbildung bringt. Vertikal stehende Blätter, welche beiderseits gleich gebaut sind, führen auch eine gleiche Anzahl von Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Dass auf dem Wasser schwimmende Blätter die Stomata ausschliesslich auf der Oberseite ausbilden, bedarf keiner Erläuterung. Auch die Keimblätter verschiedener Pflanzen, welche das Erdreich verlassend zu den ersten Laubblättern des jungen Pflänzchens werden, führen hauptächlich auf der Oberseite Spaltöffnungen;[2]) vermuthlich deshalb, weil die transpirirende Oberfläche in diesem Entwicklungsstadium noch nicht gross genug ist, um (bei gewöhnlicher Vertheilungsweise der Stomata) dem gewiss nicht kleinen Transpirationsbedürfnisse des Keimlings zu genügen.

Die Spaltöffnungen sind über die mit ihnen versehene Epidermis entweder gleichmässig vertheilt, oder in Gruppen und Längsstreifen angeordnet. Diese Längsstreifen werden bei Pflanzen, welche trockenen Standorten angepasst sind,

[1]) Linnaea, Neue Folge. Bd. IX. Heft 3 und 4 pag. 176.

[2]) Vergl. meine Schrift über die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Wien 1876, pag. 88 ff.

sehr häufig zu Längsrinnen, an deren Böschungen die Spaltöffnungen auftreten; hierher gehören z. B. viele Steppengräser; nicht selten sind diese Längsrinnen mit Haaren ausgekleidet *(Casuarina, Exocarpus.)* Es ist einleuchtend, dass eine solche Anordnung der Stomata denselben physiologischen Effect erzielt, wie ihre Versenkung in Trichter und Krüge.

5. Functionswechsel der Spaltöffnungen. Da die Stomata normalerweise die einzigen Durchbrechungen der Epidermis vorstellen, so erscheint es begreiflich, dass die Pflanze von ihnen nicht selten auch in jenen Fällen Gebrauch macht, wo es sich ihr um die Ausscheidung von tropfbar-flüssigen Stoffen handelt. Hierher gehören vor Allem die sogenannten Wasserporen,[1]) welche über den Enden von Gefässbündeln, meist nahe dem Blattrande oder auf den Spitzen der Blattzähne auftreten. Das ausgeschiedene Wasser enthält bei den *Saxifraga*-Arten eine grössere Menge gelösten kohlensauren Kalkes. Ferner sind hier die sogen. Saftventile vieler Nectarien zu nennen, an welche sich dann noch die harzabsondernden Spaltöffnungen an Coniferenblättern (nach THOMAS) und die wachsausscheidenden Stomata an manchen Früchten *(Cydonia japonica, Rosa glandulosa, Prunus Cerasus* etc. nach LICOPOLI[2]) anschliessen. So hat es in einzelnen Fällen mit der ehemaligen Auffassung der Spaltöffnungen als »Hautdrüsen« seine Richtigkeit. — Eine eigenthümliche Bedeutung kommt den Spaltöffnungen der Samenschale von *Canna* zu, welche mit ihren langen trichterförmigen Athemhöhlen die alleinigen Wege vorstellen, auf welchen zu Beginn der Keimung Wasser in das Innere des Samens dringt.[3]) — Die ihrer ursprünglichen Function entfremdeten Spaltöffnungen büssen in den meisten Fällen die Fähigkeit des Oeffnens und Schliessens vollständig ein.

6. Die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates. Sehr häufig sind die den Schliesszellen benachbarten Epidermiszellen anders gebaut als die übrigen typischen Oberhautelemente und gehören sowol in anatomischer Hinsicht wie auch ihrer Function nach gewöhnlich zum Spaltöffnungsapparate im weiteren Sinne des Wortes. Ihre Bedeutung kann eine sehr verschiedenartige sein. So bilden sie z. B. bei den Cyperaceen mit ihren dünnen Aussenwänden das Hautgelenk der Spaltöffnung. Bei *Vinca minor* sind sie die Reservestoffbehälter des ganzen Apparates. Und wieder in anderen Fällen bilden sie die Wände und wallartigen Ueberwölbungen der äusseren Athemhöhlen.

Die Spaltöffnungen der zweiten Lebermoosreihe, der Marchantiaceen, sind von den vorstehend geschilderten Spaltöffnungen der Gefässpflanzen und Laubmoossporogonien sehr wesentlich verschieden. Die Aehnlichkeit ist eigentlich eine mehr äusserliche und indem man gegenwärtig bei den erwähnten Lebermoosen von Athemöffnungen statt Spaltöffnungen, von Luftkammern statt Athemhöhlen zu sprechen pflegt, wird dieser wesentliche Unterschied auch durch die abweichende Bezeichnung anerkannt. Die Athemöffnung stellt auf dem Thallus von *Preissia* und *Marchantia* einen tonnenförmigen Kanal vor, welcher von mehreren übereinander befindlichen Ringen von Zellen begrenzt wird; die Fähigkeit des Oeffnens und Schliessens scheint nach den bisherigen Beobachtungen durchaus zu fehlen. Die grossen Luftkammern sind von chlorophyllreichen Zellfäden erfüllt, welche von dem Boden der Luftkammer, manchmal auch von den Seitenwänden entspringen, und das Assimilationssystem der Pflanze vorstellen. Was die physiologische Bedeutung der ganzen Einrichtung betrifft, so wird dieselbe vielleicht am richtigsten als eine Schutzeinrichtung des Assimilationssystems charakterisirt. Dafür spricht auch die merk-

---

[1]) Näheres über dieselben bei DE BARY, Vergl. Anatomie. pag. 54.

[2]) Botanischer Jahresbericht von L. JUST. 1879. pag. 35.

[3]) Näheres hierüber enthält meine Abhandlung über »die Schutzeinrichtungen der Keimpflanze.« pag. 10 u. 11.

würdige Entstehungsweise der Luftkammern und Athemöffnungen, die von LEITGEB[1]) eingehend beschrieben wurde.

2. Die Lenticellen.

So wie die Epidermis wird auch das Periderm von offenen Gaswegen durchsetzt, welche seit DE CANDOLLE als Lenticellen bezeichnet werden. Schon in der Entwickelungsgeschichte macht sich die analoge Bedeutung der Spaltöffnungen und Lenticellen geltend. An jungen Trieben unserer Holzgewächse entsteht jede Lenticelle, wie schon UNGER beobachtete, unter einer Spaltöffnung und setzt so gewissermassen deren Function fort, nachdem an Stelle der Epidermis das Periderm getreten ist.

Die Lenticelle ist im ausgebildeten Zustande ein linsenförmiger, in das Periderm eingesetzter Gewebekörper. Zu innerst besteht sie aus der meristematischen Verjüngungsschicht, welche seitlich ringsum im Phellogen ihre Fortsetzung findet. Der Hauptsache nach setzt sich aber die Lenticelle aus abgerundeten, dichtgedrängten Zellen zusammen, welche seit STAHL's Untersuchungen als Füllzellen bezeichnet werden. Die dazwischen befindlichen Intercellularräume stellen die offene Communication des Durchlüftungssystems mit der Aussenluft her. Die Füllzellen besitzen dünne Wandungen, welche sich mit dem Alter bräunen; der anfänglich vorhandene Plasmaleib vertrocknet in älteren Füllzellen, gleichwie in den Zellen des Korkes.

Lenticellen können sowol an jungen, noch mit der Epidermis versehenen Trieben entstehen, wie auch an älteren, bereits vom Periderm umgebenen Zweigen. Im ersteren Falle ist ihre Entstehung nach STAHL[2]) die folgende: die unter einer Spaltöffnung gelegenen, die Athemhöhle begrenzenden Parenchymzellen theilen sich unter Grössenzunahme und bringen als farblose Füllzellen die Athemhöhle zum Verschwinden. Durch tangentiale Theilungen einer uhrglasförmigen Zelllage wird die Verjüngungsschicht gebildet, welche stets neue Füllzellen nach aussen abscheidet. In Folge des Druckes seitens der andrängenden Füllzellen wölbt sich die Epidermis immer mehr empor und zerreisst endlich. Das nunmehr austretende Füllgewebe bildet die kleinen wulstförmigen Erhabenheiten der Lenticelle und nimmt bei dem losen Zusammenhang seiner Elemente eine brüchige, oder pulverige Beschaffenheit an. — An älteren, bereits mit einem Periderm versehenen Zweigen entstehen die Lenticellen dadurch, dass an bestimmten circumscripten Stellen das Phellogen statt interstitienloser Korkzellen das an Intercellularen reiche Füllgewebe bildet und so zur Verjüngungsschicht der Lenticelle wird. Wie im früheren Falle die Epidermis wird bei dieser Entstehungsweise die über dem Füllgewebe befindliche Korkschicht gesprengt.

Um die physiologische Bedeutung der Lenticellen richtig beurtheilen zu können, ist es nothwendig, sich die Thatsache gegenwärtig zu halten, dass die Lenticellen oft schon lange vor Beginn der Peridermbildung entstehen. In diesem Falle werden die Lenticellen so lange als den Gasaustausch hemmende Verstopfungseinrichtungen fungiren, bis die Epidermis durch Periderm ersetzt wird. Denn wo früher eine Athemhöhle sich vorfand, welche unmittelbar mit der Aussenluft communicirte, da schliessen jetzt die Zellen der Verjüngungsschicht das abgestorbene Füllgewebe und die in den meisten Fällen noch unverletzte Oberhaut das unter denselben liegende Parenchym vollständig ab. Durch die

[1]) Die Athemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien. 1880.

[2]) Entwickelungsgeschichte u. Anatomie der Lenticellen. Botan. Zeitg. 1873. pag. 615.

Lenticellen peridermloser Triebe lässt sich niemals Luft pressen. Auch das von mir beobachtete Vorkommen solcher Lenticellen an Blattstielen[1] (*Aesculus, Acer, Tilia, Juglans* etc.) kann nur insofern eine physiologische Bedeutung haben, als dieselben Verstopfungseinrichtungen vorstellen. Erst nach eingetretener Peridermbildung werden die Lenticellen zu wirklichen Rindenporen. Die Epidermis ist jetzt gesprengt und das nachrückende Füllgewebe scheint an leicht wegsamen Intercellularräumen reicher geworden zu sein. Wenn man jetzt zur Sommerszeit einen mit Lenticellen versehenen Zweig luftdicht an den kürzeren Schenkel eines Uförmig gekrümmten Glasrohres befestigt, den ganzen Zweig bis zur oberen zugekitteten Schnittfläche in ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss untertaucht und in den längeren Schenkel des Glasrohres Quecksilber giesst, so sieht man schon bei ganz geringem Drucke reichliche Luftblasen aus den Lenticellen austreten. Wenn nun auch dieser Versuch sehr leicht gelingt, so wird man doch vergebens an anderen Stellen der Zweigoberfläche, sei es durch Verletzung des Periderms, oder durch Ablösung desselben vom Rindenparenchym, einen Austritt von Luftblasen zu bewirken suchen. Es geht daraus hervor, dass die Lenticellen nicht bloss partielle Durchbrechungen des Periderms vorstellen, sondern auch Vereinigungspunkte des Durchlüftungssystems.

Fasst man nun die Function der Lenticellen an Zweigen mit und ohne Periderm gleichzeitig ins Auge, so darf man die Lenticellen als Regulatoren des Gasaustausches bezeichnen, welche denselben an peridermlosen Zweigen hemmend, an peridermbesitzenden fördernd beeinflussen.

Was hier über die Beziehungen der Lenticellen zu dem Gasaustausch im Allgemeinen gesagt wurde, das gilt natürlich auch für die Transpiration im Besonderen. Wenn nun auch in letzterer Hinsicht den Lenticellen lange nicht jene Bedeutung zukommt, wie den Spaltöffnungen, so erschien es mir nicht ohne Interesse einige zahlenmässige Daten über die Beeinflussung der Transpiration durch die Lenticellen zu gewinnen. In meiner oben citirten Abhandlung habe ich mehrere diesbezügliche Versuche mitgetheilt; dieselben wurden in der Weise durchgeführt, dass ich ältere Zweigstücke verschiedener Bäume an den Schnittflächen mit Siegellack fest verschloss und die Lenticellen mit dickflüssigem Asphaltlack verklebte; an ebenso grossen Vergleichszweigen wurden die Asphalttüpfelchen in gleicher Anzahl und Grösse zwischen den Lenticellen angebracht. Durch tägliche Wägungen bestimmte ich die Gewichtsverluste der derartig präparirten Zweige und konnte so den Einfluss der Lenticellen auf die Wasserabgabe seitens der Zweige zahlenmässig feststellen. Nachstehende kleine Tabelle enthält einige Versuchsresultate in übersichtlicher Zusammenstellung. Die mitgetheilten Zahlen bedeuten die jeweiligen Gewichtsverluste, ausgedrückt in Procenten des Anfangsgewichts der Zweige.

Zeitangabe	*Sambucus nigra* Lenticellen		*Triaenodendron caspicum* Lenticellen		*Morus alba* Lenticellen	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Nach 5 Tagen	10,60	7,66	5,35	3,58	9,76	9,26
„ 10 „	19,65	15,90	11,10	7,69	19,84	17,47
„ 15 „	28,02	23,71	16,41	12,18	27,75	24,62

Die Unterschiede in der Transpiration der Zweige mit offenen und geschlossenen Lenticellen sind also ziemlich ansehnlich. —

[1]) G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 72. B. I. Abth. 1875.

Von Stahl wurde die interessante Beobachtung gemacht, dass bei manchen Bäumen die Lenticellen zur Zeit der Vegetationsruhe, d. i. vom Herbste bis zum Frühjahr geschlossen und für Gase undurchlässig sind. Der Verschluss erfolgt dadurch, dass schon vor der Zeit des Laubfalles die Verjüngungsschicht anstatt gewöhnlicher Füllzellen normale, interstitienlose Korkzellen bildet, welche zusammen eine mehr oder minder dicke Verschlussschicht darstellen. Im Frühjahr wird wieder Füllgewebe gebildet und die Verschlussschicht so wie anfänglich die Epidermis gesprengt. Nach von mir angestellten Versuchen tritt der Zeitpunkt, in welchem sich die Lenticellen soweit öffnen, dass sichtbare Luftblasen aus denselben hervortreten, ziemlich spät ein, in der Regel erst nach vollendeter Belaubung der Zweige und nur in seltenen Fällen vor der Blüthezeit des betreffenden Baumes.

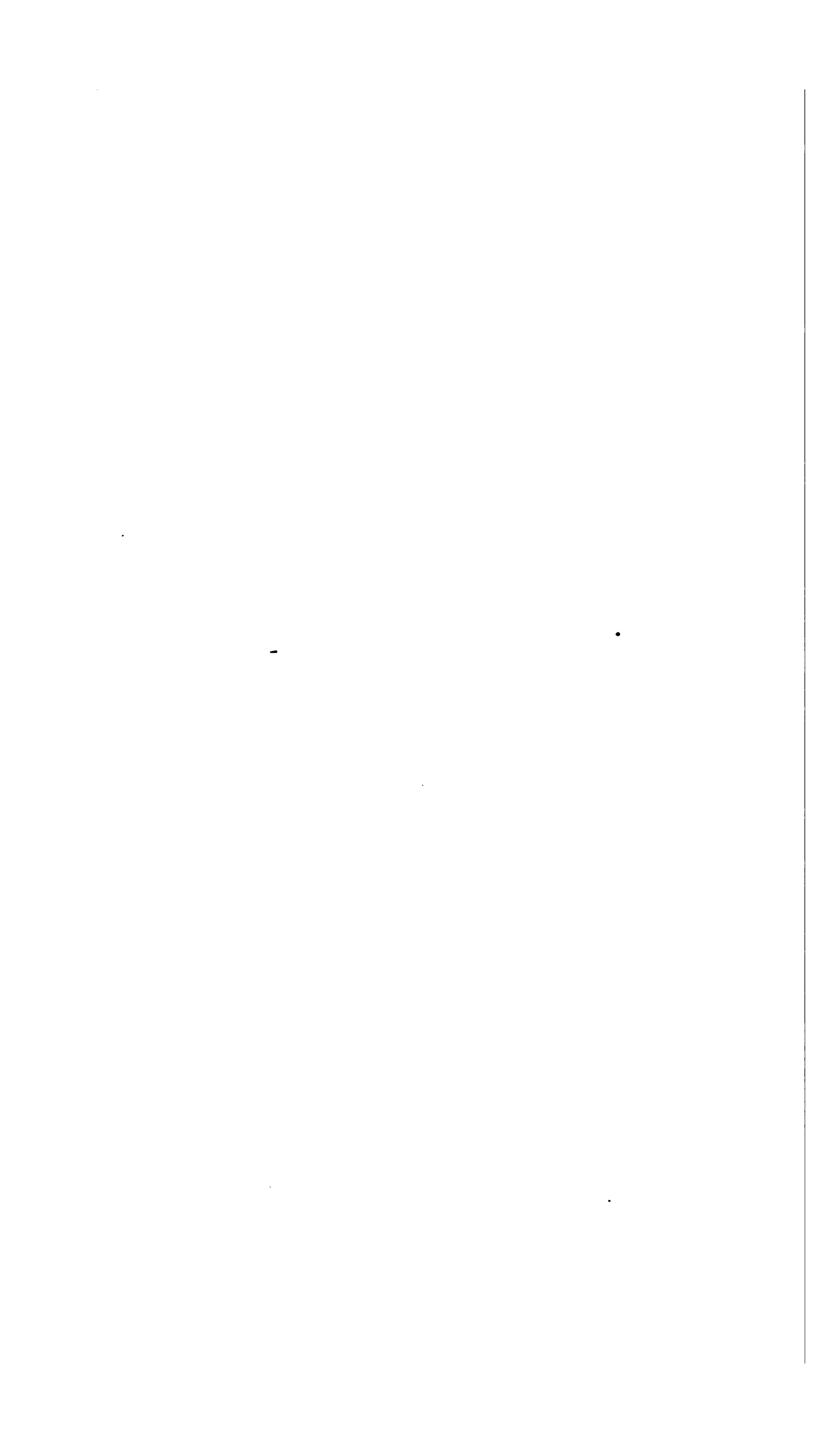
Bezüglich der Vertheilung der Lenticellen ist hier zu erwähnen, dass dieselben an vertical stehenden Zweigen ringsum ziemlich gleichmässig vertheilt sind, an horizontal stehenden dagegen auf der Unterseite viel reichlicher auftreten als auf der Oberseite. Doch gleicht sich mit zunehmendem Alter der Aeste diese ungleiche Vertheilung allmählich aus. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht Gleditschienzweige *(Gl. triacanthos)* von welchen z. B. ein 1jähriges 20 Centim. langes Zweigstück auf der Oberseite 73, auf der Unterseite 210 Lenticellen aufwies. Näheres hierüber enthält meine oben citirte Abhandlung. Dass wir in dem Vorwiegen dieser Organe an der Zweigunterseite eine Erscheinung vor uns haben, welche analog ist dem Vorwiegen der Spaltöffnungen an der Blattunterseite, dies kann wohl bei der Gleichartigkeit der physiologischen Function dieser Organe nicht bezweifelt werden.

C. Die Entwickelungsgeschichte des Durchlüftungssystems.

Was für die Gewebesysteme gilt, hat auch für die Intercellularräume Geltung: Ihre Entwickelungsgeschichte kann eine sehr verschiedenartige sein. Die meisten Durchlüftungsräume entstehen schizogen, d. h. durch einfaches Auseinanderweichen der Zellen unter Spaltung der ursprünglich gemeinsamen Wände. Um unter vielen nur ein sehr schönes Beispiel zu erwähnen, so verweise ich auf die Luftgänge im Schafte von *Papyrus antiquorum*. In anderen Fällen entstehen die Durchlüftungsräume lysigen, d. h. durch Desorganisation, durch Collabiren und Zerreissen vergänglicher Zellen und Zellgruppen. Ein hierher gehöriges, gleichfalls ausgezeichnetes Beispiel sind die Luftgänge im Halme von *Juncus glaucus*. Im Einzelnen zeigt sich nun in der Entstehung der schizogenen und lysigenen Durchlüftungsräume eine überaus grosse Mannigfaltigkeit.

Die Zellen des gesammten Spaltöffnungsapparates sind theils protodermalen theils grundparenchymatischen Ursprungs. Die Schliesszellen gehen zwar stets aus einer Protodermzelle hervor, doch sind sie desshalb nicht immer gleichwerthige Schwesterzellen; wie ich gezeigt habe,[1] stehen die beiden Schliesszellen von *Mercurialis perennis* und verschiedenen Crassulaceen zu einander in demselben Verhältnisse, wie eine Scheitelzelle zu ihrem jüngsten Segment (Fig. 26 E). Sie liefern so den Beweis, dass selbst dann, wenn der ganze Apparat bloss aus zwei Zellen besteht, die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung dieser beiden anatomisch und physiologisch gleichwerthigen Zellen eine verschiedene sein könne.

[1] Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen, Mittheilungen des naturw. Vereins für Steiermark. 1880.



Register der Holzschnitte.

(Die erste Ziffer giebt die Seitenzahl, die in () stehende die Nummer der Figur an.)

Namen- und Sach-Register.

Breslau, Eduard Trewendt's Buchdruckerei (Setzerinnenschule).

Ein fachmännisches Urtheil

über die bisher erschienenen Lieferungen
von

SCHENK'S

HANDBUCH DER BOTANIK.

Prof. Dr. Julius Wiesner in Wien bespricht »Schenk's Handbuch der Botanik« in der Zeitschrift für österreichisches Gymnasialwesen. 1881. Heft 12, folgendermassen:

Kaum auf einem anderen Gebiete der Wissenschaft hat sich ein so jäher Uebergang vom Dogmatismus zur kritischen Richtung vollzogen, als auf dem der Botanik. Wol sind seit dieser merkwürdigen Wandlung vier Decennien vorübergegangen, aber noch immer wirkt jenes Ereigniss in der Literatur unserer Tage nach. Schleiden's von Kant'schem Geiste durchwehte Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik bezeichnen auf das Schärfste den Wendepunkt beider Richtungen. Hatte man bis zur Ausgabe des genannten epochemachenden Werkes — mit sehr vereinzelten Ausnahmen — in selbstgefälliger Gedankenlosigkeit geglaubt, bis auf die Beschreibung neuentdeckter Pflanzenarten die Hauptarbeit auf botanischem Gebiete bereits geleistet zu haben, so gelangte man nach dem Erscheinen jenes merkwürdigen Buches plötzlich zur Erkenntniss des naiven Standpunktes, den man in der scientia amabilis so lange eingenommen hatte. Die günstige Wirkung des Schleiden'schen Werkes blieb nicht aus. Wer Schaffensdrang in sich fühlte, botanische Fragen zu lösen, fing nun im Kleinen, aber gründlich und tüchtig, wie es der damals herrschende Meister lehrte, zu forschen an. Die Resultate, zumeist noch dürftig aber wohlbegründet, regten zahlreiche strebsame Jünger zu neuen Untersuchungen an. Die Details häuften sich. Gutes haltbares Baumaterial war herbeigeschaft; aber überwältigt von der Masse stehen die Meister da, schüchtern erwägend, ob es auch schon an der Zeit sei, die Steine zu einem einheitlichen Ganzen zu gestalten. Nach und nach ringen sich aus dem Chaos der Monographien und kleineren Detailforschungen zusammenfassende Arbeiten über einzelne Zweige der Botanik in tüchtiger Durcharbeitung empor. Aber an eine einheitliche umfassende Bearbeitung des ganzen Gebietes wagt sich heute noch Niemand heran.

Nachdem die einst so blühende botanische Handbuchliteratur aus den hier kurz angeführten Gründen versank, das Bedürfniss nach einem kritisch gehaltenen Sammelwerke aber immer dringender wurde, versuchte endlich Hofmeister (1865) durch eine Association zu erzielen, was für den Einzelnen undurchführbar schien. Er entwarf den Plan eines Handbuches der allgemeinen Botanik, welcher von ihm in Gemeinschaft mit Pringsheim, Irmisch, De Bary und Sachs zur Ausführung gebracht werden sollte. Das geplante Werk sollte das Gesammtgebiet der botanischen Morphologie und Physiologie umschliessen. Man durfte von diesem Buche das Beste erwarten, da Herausgeber und Mitarbeiter durchwegs Botaniker ersten Ranges waren. Das Werk wurde ausgegeben und gelangte später auch zu einem gewissen Abschluss. Es brachte eine treffliche Physiologie von Sachs, eine höchst werthvolle Anatomie von De Bary, Bruchstücke einer gross angelegten Morphologie von Hofmeister, endlich eine morphologische und physiologische Bearbeitung der Pilze (inclusive Flechten und Myxomyceten). Trotz der Fülle des neuen zu Tage geförderten Materiales ist es, als Handbuch betrachtet, ein Torso: die Lehre von der Sprossfolge, von der Befruchtung und vieles andere ist darin nicht enthalten.

Nach fünfzehnjähriger Pause — wenn von dem Erscheinen des zuerst ausgegebenen (vierten) Bandes des Hofmeister'schen Handbuches auf dem Büchermarkte an gerechnet wird — trat jüngsthin ein neues Handbuch der wissenschaftlichen Botanik vor die Oeffentlichkeit. Auch dieses Werk, das wir hiermit anzeigen, entsteht unter Mitwirkung mehrerer Autoren, ein Anzeichen, dass die einzelnen Theile der Botanik sich noch nicht so weit abgeklärt haben, als dass es einem Manne möglich wäre, das Gesammtgebiet dieser Wissenschaft zu beherrschen.

Das genannte Handbuch erscheint in der bei Trewendt in Breslau herausgegebenen Encyklopædie der Naturwissenschaften, an deren Redaction sich durchwegs hervorragende Gelehrte wie Schlömilch (Mathematik), v. Oppolzer (Astronomie), Kenngott (Mineralogie), v. Zech (Geologie) u. s. w. betheiligen.

Die Redaction des Handbuches der Botanik hat Prof. Schenk in Leipzig übernommen. Es hätte dieselbe nicht in bessere Hände gelegt werden können, da Schenk, einer unserer Altmeister, gerade durch Universalität des botanischen Wissens vor den meisten seiner Fachgenossen sich auszeichnet. Als Mitarbeiter gewann er für das Unternehmen: Prof. Ferd. Cohn (Breslau), Prof. Detmer (Jena), Prof. Drude (Dresden), Prof. Frank (Berlin), Prof. G. Kraus (Halle) u. a., durchwegs hervorragende, oder doch bewährte Kräfte.

Bisher erschienen der erste Band (766 S. gr. 8, mit zahlreichen vortrefflich ausgeführten Holzschnitten) und zwei Lieferungen des zweiten Bandes. Das Ganze ist auf drei Bände bemessen.

Der erste Band enthält: 1. Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten von Dr. Hermann Müller. 2. Die insektenfressenden Pflanzen von Drude. 3. Die Gefässkryptogamen von Sadebeck. 4. Die Pflanzenkrankheiten von Frank 5. Die Morphologie der Phanerogamen von Drude. Das erste Heft des zweiten Bandes bringt das System der Pflanzenphysiologie von Detmer, das zweite Heft: die Algen von Dr. Falkenberg.

Auf den ersten Blick macht die Aufeinanderfolge der Kapitel einen befremdlichen Eindruck, denn man sucht vergebens nach einem Principe der Eintheilung. Ein solches ist auch gar nicht vorhanden. Der Herausgeber hat sich entschlossen, von einer übersichtlichen Anordnung des Gegenstandes ganz abzusehen und lässt sein Werk aus von einander unabhängigen Essay's sich zusammensetzen.

Nach reiflicher Erwägung muss man wol dem Herausgeber zustimmen, dass er von dem gewöhnlichen Plane eines Handbuches abgegangen ist. Denn bei der grossen Zahl der Mitarbeiter würde ein strenges Einhalten des Planes, namentlich aber ein genaues Ineinandergreifen der Theile doch nicht möglich gewesen sein. Durch die zwanglose Anordnung des Stoffes ergeben sich aber zwei grosse Vortheile: die Eigenart des Autors kann in jeder Abhandlung zur vollen Ausdruck gelangen und die Herausgabe des ganzen Werkes wird unter solchen Umständen nur gefördert, was bei einem derartigen Unternehmen nicht hoch genug angeschlagen werden kann. Hofmeister's Handbuch starb an seiner langsamen Geburt: zwölf Jahre dauerte das Erscheinen seiner Theile; endlich stockte das ganze Unternehmen.

Die einzelnen Abhandlungen des Schenk'schen Handbuches sind mit Sorgfalt ausgearbeitet, dem gegenwärtigen Standpunkte unseres Wissens vollkommen angepasst und werden voraussichtlich in Betreff des Inhaltes den vollen Beifall der competenten Richter finden. Ueber die schon oben kurz charakterisirte Anordnung des Materiales in dem Buche werden die Ansichten vielleicht auseinandergehen. Die Literatur wurde in einer einem Handbuche angemessenen Ausdehnung zu Rathe gezogen und so weit als nöthig citirt, um den Leser zu den Quellen zu leiten. Fast jeder Theil des Werkes enthält Neues: neue Beobachtungen und auch neue Auffassungen, so dass dieses Buch für den Fachmann unentbehrlich sein wird.

Die Form, in welche die einzelnen Essay's gebracht wurden, ist durchwegs ansprechend, für jeden naturwissenschaftlich Gebildeten vollkommen verständlich, einzelne Abhandlungen, z. B. Drude's Morphologie der Phanerogamen geradezu meisterhaft durchgeführt und die Abwechslung, welche die verschiedene Schreibweise der Autoren mit sich bringt, wirkt bei der Lectüre nur wolthuend.

Das Werk wird voraussichtlich in sehr vollständiger Weise die gesicherten Resultate der botanischen Forschung und zwar in lichtvoller auch für den Nichtspecialisten klarer Weise vorführen und deshalb lenkten wir an dieser Stelle die Aufmerksamkeit der Leser auf diese hervorragende Erscheinung der naturwissenschaftlichen Literatur.

Wien. Jul. Wiesner.

Berichtigung.

In SCHLOEMILCH, Handbuch der Mathematik, Bd. II, pag. 952, Zei[le] 4 bis 11, lies:

. . . . ., dass nach x Jahren wenigstens noch eine der beiden Personen a[m] Leben ist; dieselbe ist (No. 7)

$$\frac{a_{m+x}}{a_m} + \frac{a_{n+x}}{a_n} - \frac{a_{m+x}\, a_{n+x}}{a_m\, a_n}.$$

Daher wird der reducirte Werth der Leistungen der Bank erhalten, we[nn] man diese Wahrscheinlichkeit in No. 12 an die Stelle von $a_{n+x} : a_n$ einfüh[rt]. Man erhält

$$C = S \cdot \left(\frac{1}{r} - \frac{r-1}{r}\left[\overset{m}{R}_1 + \overset{n}{R}_1 - \overset{m,n}{R}_1\right]\right).$$

Ferner lies anstatt Zeile 22:

$$P = S \cdot \frac{\frac{1}{r} - \frac{r-1}{r}\left(\overset{m}{R}_1 + \overset{n}{R}_1 - \overset{m,n}{R}_1\right)}{1 + \overset{m}{R}_1 + \overset{n}{R}_1 - \overset{m,n}{R}_1}.$$

